PROLOGO

En los últimos años se ha producido un incremento extraordinario de las inscripciones a los cursos de antropología y, solamente en los dos últimos años, el aumento ha rebasado el 100 por ciento en el departamento del autor, comparado con el 15 por ciento de aumento en conjunto para toda la Universidad durante el mismo período. En la medida en que esta inflación refleja un creciente interés en el hombre, su evolución, sus diversos aspectos y sus innumerables modos de actuar, es también causa de satisfacción para quien hizo del estudio de la antropología la tarea de su vida. Sin embargo, ingentes asistencias a clase son contraproducentes para el alumno y el profesor por igual, ya que los contactos personales se reducen y se corre el peligro de que el alumno pueda terminar el curso con unos cuants hechos recién adquiridos en su haber, pero sin la comprensión de las verdaderas dimensiones de un campo que ha sido definido como "la ciencia de las colectividades humanas, de su comportamiento y de sus realizaciones".

Las aulas abarrotadas dan necesariamente al libro de texto (y a las lecturas complementarias) un papel más importante en el proceso de la enseñanza del que tendría en otras circunstancias. El éxito con que el libro de texto cumpla con su cometido depende en gran parte de su contenido y planteamiento: el autor ha planeado su texto con la intención de dar una exposición objetiva a los hechos que deben apuntalar todo conocimiento y al mismo tiempo crear el estímulo necesario para un más profundo estudio de los elementos adquiridos.

En términos generales este es un libro sobre la evolución y la variación biológica del hombre. Respecto a la evolución humana, el estudio se centra en los primeros vestigios del hombre (en su forma fósil), en sus particularidades de yacimiento: localización, edad, asociaciones, y en lo que implica esa información en relación con el destino de nuestros antepasados. El mecanismo de la evolución humana es tratado indirecta e implícitamente en el estudio de los mecanismos que inducen y controlan el cambio evolutivo de las formas vivientes en su conjunto.

Con la introducción del término *heterografía humana*, el carácter original de este libro será evidente para el profesional. Se espera que el alumno encontrará que el estudio, con esta nueva perspectiva del significado de la va-

Escaneado con CamScanner

riación biológica actual en las poblaciones humanas, constituye una introducción más clara y simple a un campo que se halla en plena evolución y desarrollo como consecuencia de los hallazgos de la investigación. Este enfoque excluye todo intento de agrupación de las variaciones humanas y, por consiguiente, de clasificación racial en su forma tradicional.

La obtención de un mínimo de conocimientos en antropología física es, a lo sumo, un ejercicio de rutina que puede hacerse con un libro de texto o sin él. Comprenderla es un proceso más complicado. Se espera que este libro contribuya a tal propósito al facilitar entre alumno y profesor la interrelación que hace de toda adquisición de saber una reveladora experiencia.

A. J. Kelso
Boulder, Colorado

Escaneado con CamScanner

PREFACIO A LA SEGUNDA EDICION

Cuando cursaba mis estudios de licenciatura tuve que hacer una evaluación, por escrito, de las diferencias entre dos ediciones de un tratado de antropología física. Entre las dos ediciones habían transcurrido seis años y, a simple vista, las diferencias me parecían enormes. Sin embargo, al profundizar el examen, me di cuenta de que la segunda edición se distinguía de la primera únicamente por la abundancia de los nuevos elementos de información añadidos, con lo cual la diferencia esencial consistía en una ampliación del tratamiento de los mismos temas. Por consiguiente, del examen de ambos textos podía deducirse, con cierta lógica, que, dejando de lado el aumento cuantitativo del contenido, el programa de la asignatura de antropología física no había experimentado cambio básico alguno en el curso de los seis años transcurridos.

Ignoro cómo evaluarán mis estudiantes las diferencias entre la primera y la segunda edición de mi obra; sé, no obstante, que hallarán más que una mera adición de nuevos datos. Ha habido, desde luego, ampliación del tratamiento de ciertos temas, ampliación justificada por los nuevos descubrimientos ocurridos, algunos de ellos de gran alcance interpretativo. Esto es lo que ha ocurrido principalmente en los capítulos 5 y 6. Pero, de hecho, lo que he intentado obtener es, sobre todo, una clarificación de contenido que facilite al estudiante la comprensión de los elementos constitutivos de la antropología física. A tal efecto, he sostenido numerosos cambios de impresiones y mantenido una larga y seguida correspondencia con los estudiantes y colegas que utilizaron la primera edición del libro. Atendiendo a sus sugerencias he introducido importantes cambios en el texto; a saber:

1. *Revisión del orden de presentación de los materiales que constituyen el capítulo 6.* En la primera edición, las pruebas fósiles de las formas hominoideas recientes eran tratadas en primer lugar, siguiendo después el estudio de las formas paleontológicas más antiguas, con lo cual se creaba cierto confusionismo. En la presente edición la secuencia empieza con los fósiles más antiguos y prosigue hasta llegar a las formas más recientes.
2. *Capítulo de conclusiones.* Se ha añadido, en forma de Epílogo, un breve examen de las perspectivas futuras de la antropología física, desde el punto de vista del propio autor.

Escaneado con CamScanner

3. *Resumen de los puntos más relevantes de cada capítulo.* El lector podrá consultarlo con igual provecho antes de iniciar el estudio del capítulo, o en cualquier fase del mismo.

Además de los mencionados cambios efectuados en el texto, se ha ampliado, y creemos que mejorado, la ilustración y la presentación del material tabulado. Este cometido ha sido encargado a Mr. James Snow, a quién manifestamos nuestro agradecimiento por los resultados obtenidos.

A.J. Kelso

Boulder, Colorado
Septiembre 1973

Escaneado con CamScanner

PARTE I BASES DE LA ANTROPOLOGIA FISICA

La antropología es una ciencia, cuyo objeto es el hombre y su principal finalidad la comprensión de la variabilidad humana. Sin embargo, el sinfín de diferencias que presentan los seres humanos obliga a la antropología a ceñirse sólo a determinados tipos de variación y a los dos modos primordiales de diferenciación, a saber, el cultural y el biológico.

La cultura constituye el concepto unificador básico de la antropología. Sin un enfoque cultural, el estudio del hombre sería tan fútil como el estudio de los peces al margen de las propiedades del medio acuático. La cultura como medio ambiente del hombre requiere de éste un esfuerzo de adaptación, pero al mismo tiempo, le proporciona los medios necesarios para enfrentarse con ciertos problemas ambientales, incluídos los propios problemas culturales.

A pesar de su trascendental importancia, la cultura no ha podido ser definida de forma unánime y exacta por parte de los antropólogos. A.L. Kroeber y Clyde Kluckhon (1952) recogieron 161 definiciones del término cultura, mencionadas o empleadas en la literatura antropológica entre 1871 y 1951. Así iban las cosas hace veinte años y la situación continúa igual en la actualidad. En cuatro obras de carácter introductorio publicadas después de 1970 y ampliamente difundidas, se define la cultura como: "un sistema de ideas y valores lógicamente relacionados..." (Peacock y Hirsch, 1970), "la técnica adaptativa básica del hombre" (CRM. 1971), "las formas elevadas de pensar y de comportamiento características de una población o sociedad" (Harris, 1971), o como "el elevado comportamiento del hombre, adquirido por experiencia, en contraposición con el comportamiento innato, determinado genéticamente" (Barrow, 1971).

¿A qué hay que atribuir semejante falta de coherencia? Probablemente al hecho de que la definición del término no es un problema de exactitud ni de precisión, sino más bien una cuestión de práctica ¿Cómo determinar en tales condiciones qué definición puede ser más útil? Depende qué tipo de problemas se nos plantea.

Para el antropólogo físico el término cultura engloba todo aquello que sea útil al hombre en su esfuerzo para adaptarse a las exigencias de su entorno.

Escaneado con CamScanner

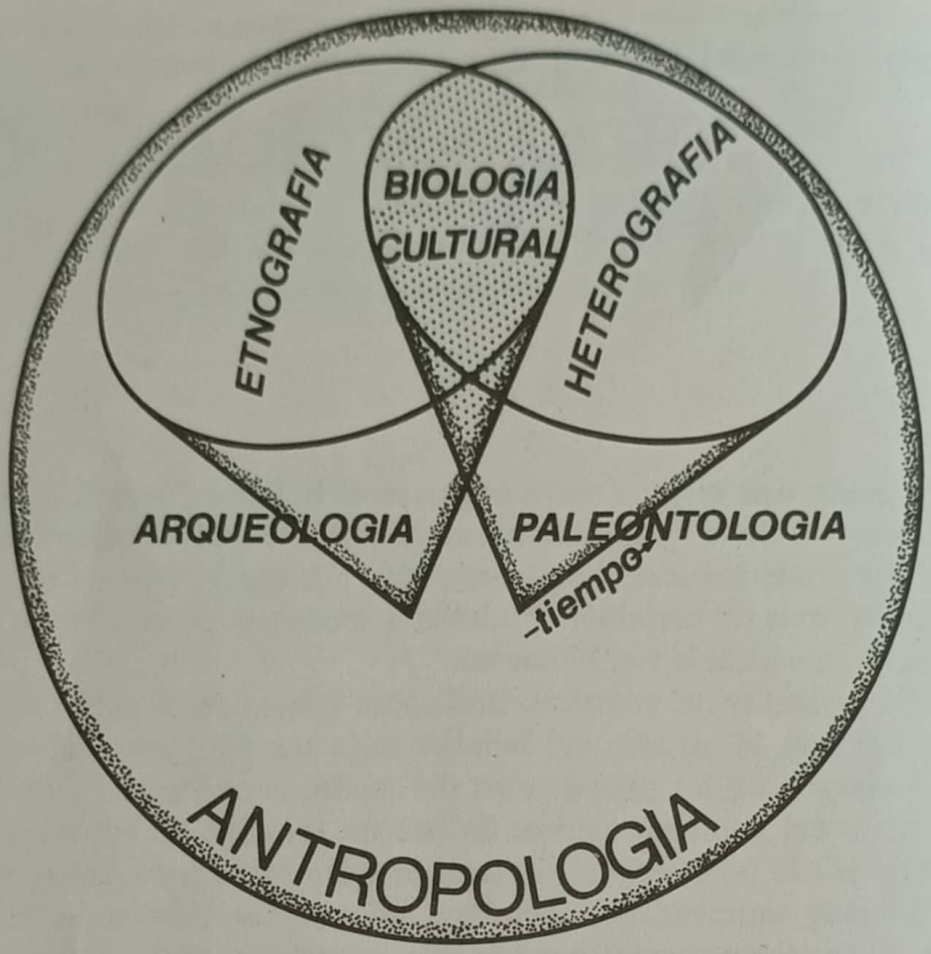


Figura 1. La antropología y sus subdivisiones.

La antropología cultural y la antropología biológica (tradicionalmente denominada *antropología física*) poseen estructuras básicas muy similares. La biología cultural solapa e integra áreas ocupadas por aquellas.

Como los demás animales, el hombre logra adaptarse a un número determinado de condiciones ambientales a partir de sus propios recursos biológicos. Pero, el hombre es el único entre los animales capaz de utilizar una inmensa variedad de cosas que trascienden sus parcos recursos biológicos: herramientas, vestimenta, moradas, ejércitos, organización económica, leyes, religión y supervivencia del alma. Gracias a ellas y a muchas otras manifestaciones, el ser humano ha logrado insertarse en un sinfín de condiciones ambientales. Esta gran variedad de cosas y situaciones, productos y circunstancias específicas del hombre, constituye lo que denominamos *cultura* y es, por lo tanto, el tema de estudio principal de la antropología cultural.*

* La *arqueología* investiga las formas de variabilidad cultural a lo largo de la dimensión del tiempo; la *etnografía* investiga las formas de variabilidad cultural en las poblaciones contemporáneas, y por tanto, según la dimensión del espacio.

Escaneado con CamScanner

Por ser la cultura la herramienta principal de que dispone el hombre para adaptarse a su entorno, no sería de extrañar que el sector más interesante y más ampliamente desarrollado en el campo de la antropología fuese el que engloba a las esferas culturales y biológicas. Sin embargo, no es así. Por carecer de las bases teóricas necesarias, la antropología no logra enlazar ambos mundos, el cultural y el biológico. Incluso y admitiendo como postulado básico de la antropología el profundo impacto que ha tenido la evolución cultural sobre la evolución biológica del hombre, el mecanismo del proceso en su conjunto nos parece oscuro y falto de precisión. Es por ello que, a pesar de la relevancia que tienen para el antropólogo, los factores culturales y los factores biológicos continúan siendo estudiados separadamente. En el último capítulo de este libro nos esforzaremos en formular varias teorías integradoras. La infrecuencia de las formulaciones de esa índole se debe probablemente a las direcciones muy diferentes seguidas por la antropología física y la antropología cultural. Esta divergencia ha sido acompañada de un incremento en la diversificación y especialización, acentuándose con ello aún más la disparidad de intereses entre ambas modalidades de la antropología. Aún así, sin embargo, sus estructuras permanecen muy semejantes, según puede apreciarse en la figura 1.

La antropología física investiga la variabilidad biológica del hombre —un campo de investigación estructurado en secciones más o menos diferenciadas. La evolución de la morfología mamífero-primate-hombre, la paleontología de los primates y humana, los mecanismos evolutivos, la genética, la variabilidad biológica humana contemporánea, la clasificación de la variabilidad humana, el crecimiento, los parámetros y la adaptación fisiológica del hombre y, en general, lo que puede llamarse antropología física aplicada, son temas, todos, cuyo denominador común es el hombre. Fuera de ello, el campo de la antropología es estructuralmente indiferenciado.

Entre las diversas formas de ordenar la antropología física, en este libro hemos escogido la que consiste en dividir el tema en función de las mismas dimensiones (a saber, tiempo y espacio) que establecen las subdivisiones básicas de la antropología cultural. La *paleontología humana* estudia la variabilidad de los antecesores del hombre y por tanto su información esencial nos es suministrada a través de los fósiles. Este tema constituye la Parte II del libro. La *heterografía humana* estudia las variaciones biológicas en las poblaciones vivientes. Sería quizás más lógico emplear el término biografía humana para esta sección de la antropología física si no fuese que el empleo más generalizado de la otra acepción de la palabra biografía desaconseja semejante idea. La heterografía humana se estudiará en la Parte III.

Antes de pasar de lleno al estudio de la paleontología y heterografía humanas, veremos, agrupadas en la parte I, tres materias preliminares, a saber, 1) los antecedentes históricos de la antropología física, 2) el lugar ocupado por el hombre en la naturaleza y 3) unos elementos de genética.

Escaneado con CamScanner

1 Historia de la Antropología Física

INTRODUCCION

La historia de la antropología física recoge el interés del hombre por los problemas de la evolución y de los cambios experimentados por la especie humana, y por consiguiente por los problemas de su origen y de su multiplicación. A continuación se exponen las posturas actuales frente a estos problemas, en el contexto de la investigación científica general.

ORIGENES (1600 - 1859)

Antes de la publicación de *El Origen de las Especies*, en 1859, la antropología física no tenía existencia propia. Existía, sin embargo, un interés manifiesto por los problemas que constituirán, más tarde, el meollo de sus investigaciones. Frente a tales problemas se mantenían actitudes irreductibles, a saber, la intangibilidad de la Creación según el Antiguo Testamento, la inmutabilidad de las formas vivientes, la creencia de que la "Vida" posee una cualidad espiritual especial e inescrutable, el cálculo de la edad de la Tierra expresado en unos pocos miles de años y una extensa y absoluta conceptualización del mundo físico basada en los patrones ideales de Platón (Mayr, 1959).

La ideología vigente en los tiempos anteriores a Darwin contenía, por supuesto, muchos otros elementos que influyeron en la formulación y adopción de una teoría evolucionista. El repaso que damos a continuación de las actitudes mencionadas nos ayudará a determinar el contexto ideológico predominante en el período 1600 - 1859 sin que por ello se pierda de vista que diversos descubrimientos efectuados durante este período y nuevas interpretaciones de los hechos observados relegaron las doctrinas imperantes a una posición de importancia secundaria. El hecho de mayor alcance en términos de influencia sobre la ciencia moderna fue, probablemente, el reconocimiento de la preeminencia del empirismo sobre el enfoque estrictamente racionalista

Escaneado con CamScanner

en la solución de los problemas derivados de nuestro contacto con el mundo real.

Racionalismo y empirismo

El enfoque racionalista imprimió su huella en la forma de pensar y escribir de los filósofos clásicos greco-latinos y, ulteriormente, de los eruditos del siglo diecisiete. El movimiento racionalista toma su origen en los escritos de Aristóteles y da sus mejores manifestaciones en los trabajos de Abelardo, Santo Tomas de Aquino, los escolásticos de los siglos trece y catorce y más tarde en los de Leibnitz y Descartes. El fundamento esencial de la doctrina racionalista residía en la afirmación de que el conocimiento de la verdad, en los problemas relacionados con la vida del hombre, puede alcanzarse por el simple poder de razonamiento, de forma que, a partir de unas premisas por sí mismas evidentes, se puede ir estructurando un sistema completo de principios filosóficos correctos, siempre que se apliquen correctamente las reglas de la lógica. Por consiguiente, los racionalistas consideraban innecesaria la confrontación de sus conclusiones con la observación naturalista.

Mientras la teología fue el principal tema de estudio de pensadores y eruditos, los racionalistas basaban el dogma teológico en la verdad revelada. Pero en el siglo trece aparecieron los elementos que deberían provocar, poco a poco, la decadencia del racionalismo. Gracias al escolasticismo, forma exagerada del método racionalista, floreciente en el siglo trece, renacía el interés por los escritos de los eruditos griegos y romanos, poniéndose de relieve el problema de la armonización de la vida temporal con la vida eterna.

Entre los más importantes factores que condujeron al empirismo figuraban el interés creciente por los asuntos de este mundo, el desarrollo de las matemáticas y la secularización de los estudios en el seno de una clase media en expansión. El empírico no se oponía fundamentalmente al racionalista; sólo insistía, y esto es importante, en modificar el razonamiento puro con las reservas que puedan imponer los resultados de la observación empírica, o, en otras palabras, comprobar la exactitud del proceso de razonamiento recurriendo a la experiencia de los sentidos. Este es el enfoque empírico que adoptan Galileo, Boyle, Francis Bacon y sobre todo Newton y que puede considerarse como la base de la investigación científica moderna.

Puede decirse, pues, que la aparición del empirismo dió al hombre los medios con que estudiar la naturaleza, y, en ésta, el papel por él desempeñado. Más significativa aún sería la constatación de la eficacia del método empírico en la predicción de los acontecimientos que escapan al control del hombre y que hasta entonces habían sido considerados como erráticos e imprevisibles. Este asombroso resultado, primero en el campo de la astronomía y más tarde en el de la física, estimularon la investigación en otras esferas del mundo físico y en particular de la vida.

Escaneado con CamScanner

Linneo y la clasificación de las formas vivientes

La historia de la biología de los siglos dieciseis y diecisiete está marcada por varios hitos que recuerdan los frutos de un esfuerzo científico titánico. Uno de los más notables sirve de punto de partida del estudio histórico de la antropología física. Se trata de la obra de Linneo (1707-1778), autor de una monumental clasificación de todos los seres vivientes. El trabajo de Linneo puede compararse en el campo de la biología a la tabla periódica de los elementos en el de la física y la química. ¿Cómo afectó la obra de Linneo al desarrollo de la biología? En un aspecto su influencia es evidente; sus reglas de clasificación de las formas vivientes continúan siendo la base de la taxonomía actual. Linneo las aplicó para obtener una clasificación comprensiva en la que él creía ver reflejado el plan racional de la Creación, sutileza que no dejaría de surtir efectos de notoria trascendencia. Así, en cierta manera, Linneo fue un teólogo que creyó que las formas de vida creadas por Dios eran, en realidad, invariables en el transcurso de los tiempos, y que, por consiguiente, una clasificación de las formas conduciría a un mejor conocimiento del plan del Creador.

Al considerar la ordenación de las formas de vida como el fruto fijo e inmutable de la Creación, Linneo dió pie a la antítesis que conduciría a la síntesis evolucionista. Una vez establecida la rígida estructura de su clasificación, algunos patrones peculiares e imprevistos hicieron difícil discernir el orden racional presupuesto. Por ejemplo, en algunos puntos de la clasificación coexistían numerosas clases de organismos que diferían sólo ligeramente uno del otro, mientras que en otros puntos había grupos de organismos separados por grandes intervalos de los restantes grupos. Por otra parte, se habían encontrado en los estratos geológicos de la tierra vestigios de organismos que no tenían representantes vivientes. ¿Cómo explicar estas contradicciones? Estos puntos dudosos de la obra de Linneo fueron resueltos de diversas maneras; una de ellas, la evolución, postulaba que la similitud observable entre ciertos grupos de organismos se debe a su descendencia de un antecesor común. Al principio la "solución" evolucionista fue considerada solamente como una hipótesis ya que nadie podía explicar satisfactoriamente de qué modo dichos grupos similares (especies) habían podido diferenciarse. Este es el problema que atacó Darwin y que veremos en detalle más adelante en este mismo capítulo.

Hemos empezado la historia de la antropología física con el trabajo de Linneo porque en la historia de la biología representa la culminación del creciente interés por esta ciencia que se apreciaba claramente desde principios del siglo diecisiete. Entre 1600 y 1859, año de la publicación de *El Origen de las Especies*, el conocimiento de la vida hizo grandes progresos gracias a la rápida acumulación de datos y a su sistematización en clasificaciones, así

Escaneado con CamScanner

Figura 1-1. Carolus Linnaeus —Linneo— (1707-1778). (Cortesía The American Museum of Natural History.)

Figura 1-2. Johann Friedrich Blumenbach (1752-1840). (Cortesía The New York Academy of Medicine.)

como al desarrollo del instrumental de laboratorio y a la validez de las teorías básicas. Basta con mencionar la demostración de la circulación de la sangre por William Harvey (1576-1657), la monumental descripción de las formas vivientes de John Bay (1627-1705), la publicación de los 44 volúmenes de la Historia Natural de G.L. Leclerc, conde de Buffon (1707-1788). El empleo del microscopio en la investigación microanatómica condujo a un mejor conocimiento de los tejidos y hasta cierto punto, a la formulación de la teoría celular.

Blumenbach y la clasificación de las razas humanas

Otra consecuencia directa del creciente interés por la descripción y clasificación, que tendría un alcance de particular importancia en la antropología física, fue la clasificación de la variabilidad biológica del hombre. El problema de la clasificación racial del hombre puede ser considerado en parte como el subproducto de este interés por la clasificación y en parte como consecuencia de la controversia entre monogenistas y poligenistas sobre el origen de las variedades del hombre. Los primeros mantenían que todos los hombres compartían un origen común y los segundos que las variedades del hombre tenían orígenes separados. La tesis monogenista tuvo mayor aceptación por estar en conformidad con el relato bíblico y además por estar apoyada por los científicos más importantes de la época. Sin embargo, esta teoría conducía a una paradoja: si todos los grupos humanos compartían un origen común ¿cómo

Escaneado con CamScanner

se derivaron los tipos actuales? La dificultad quizás podía resolverse con una clasificación adecuada. De los tempranos intentos de clasificación del hombre el más notable y duradero fue el de John F. Blumenbach (1752-1840), quien clasificó las variaciones del hombre en cinco grupos distintos: negroide (etíope) o negro, mongólico o amarillo, caucásico o blanco, indio-americano o cobrizo, y malayo o pardo. Entonces como ahora la clasificación parecía razonable dado que representaba la distribución de la variabilidad en la especie humana. Desde luego, hubo quienes, por cuestiones de precisión, discreparon con Blumenbach. Por ejemplo, para Anders Retzius (1796-1860) de Suecia, inventor del índice cefálico que permite expresar numéricamente la forma de la cabeza (Capítulo 7), la clasificación de Blumenbach era inadecuada por cuanto entre las razas había una extremada variabilidad, particularmente en la forma de la cabeza, que según él no debía ser ignorada. Darwin observaba: "... existe la mayor diversidad posible entre las autoridades en la materia para clasificar el hombre en una especie o raza única, o en dos (Virey), en tres (Jacquinot), en cuatro (Kant), cinco (Blumenbach), seis (Buffon), siete (Hunter), ocho (Agassiz), once (Pickering), quince (Bory Saint Vicent), dieciseis (Desmoulins), veintidós (Morton), sesenta (Crawford) o en sesenta y tres según Burke".*

Pero en los más importantes aspectos de la raza en sí esas diferencias son triviales en comparación con la extensión del consenso. Se debe tener muy en cuenta que con sus clasificaciones, al igual que Linneo, Blumenbach y los demás naturalistas lo que intentaban reflejar era un orden natural mucho antes del conocimiento de la evolución; por ello sus razas 1) estaban ampliamente consideradas como fijas, inmutables y eternas; 2) estaban basadas en la presunción de que una raza difiere de otra por la posesión de un determinado número de atributos; 3) implicaban que los miembros individuales de una raza, aún siendo representaciones imperfectas del tipo racial, podían ser reconocidos como pertenecientes a ella por la posesión de estos atributos, y 4) despertaron el interés de los primeros antropólogos por el problema de la identificación de estas razas y por su descripción lo más completa posible.

Sujetas a estas implicaciones, las clasificaciones raciales son irreconciliables con el enfoque evolucionista, aunque curiosamente ambos enfoques son adoptados por muchos antropólogos modernos. El acuerdo entre ellos se logra previa demarcación de los campos de estudio y razonando tipológicamente sobre el tema de la raza (Mayr, 1959, 1963), mientras que en lo que refiere a la genética y evolución, piensan en términos de procesos, de mecanismos y de la dinámica de los cambios de población. Este aspecto del problema se discutirá de nuevo en el capítulo 9.

* En Charles Darwin, *The Descent of Man* (1871), mencionado en Earl W. Count, ed., *This is Race: An Anthology Selected from the International Literature on the Races of Man*; (Nueva York: Henry Schuman, 1950) p. 138.

Escaneado con CamScanner

Otros avances de la ciencia

Además de la biología, otros importantes adelantos científicos habían preparado el camino que permitiría realizar avances en áreas de capital importancia para la antropología física. Los más notables los lograron los primeros geólogos, paleontólogos y arqueólogos. Los geólogos iban recogiendo pruebas convincentes de que la antigüedad de la tierra no se podía medir en unos cuantos miles de años, sino que más bien la tierra precisó de millones de años para formarse. En efecto, observando el paso a que se suceden los fenómenos geológicos actuales y asumiendo que el ritmo presente es el mismo que en el pasado (teoría de la *uniformidad* de la naturaleza), los geólogos llegaban a la conclusión de que la costra terrestre tardó millones de años para acumularse y adquirir su estructura actual.

Los primeros paleontólogos habían descubierto huesos fósiles de animales muy diferentes a los hoy existentes en la misma zona. En Europa se hallaron pruebas de vida marina en el interior de las tierras y grandes y extraños mamíferos y reptiles fosilizados. Por otra parte, la fauna fósil era a menudo muy diferente en capas geológicas adyacentes. Simultáneamente los arqueólogos habían aportado pruebas de que Europa había sido habitada en el pasado por poblaciones cuya forma de vida difería considerablemente de la del hombre actual.

Estas pruebas aportaron dos importantes contribuciones; la demostración de la gran antigüedad de la tierra y de la vida y la demostración de la existencia de faunas y formas de cultura primitivas que diferían de las formas modernas observables en la misma zona y también de las formas conocidas en el resto del mundo.

Estos descubrimientos planteaban nuevos problemas ¿Por qué había tantas especies de una sola clase en la clasificación de Linneo, mientras otros géneros tenían tan pocas? ¿Por qué los seres vivientes parecen arracimarse en sus similitudes en algunos puntos de la clasificación mostrando en cambio agudas discontinuidades en otros? ¿Cómo se produjo la variabilidad observada entre las especies modernas? Más concretamente, ¿cómo y cuándo tuvo lugar la variabilidad racial en la especie humana? o ¿cuáles son las relaciones entre las formas fósiles y la fauna moderna? Mucho tiempo antes de Darwin numerosas hipótesis intentaron arrojar luz sobre una o varias de estas preguntas. Hubo, por supuesto, respuestas teológicas obvias: cualquiera de estas preguntas podía ser contestada diciendo que se trataba de la voluntad de Dios. Hubo también muchas manifestaciones en el sentido de que las especies modernas eran una consecuencia de la evolución. Es decir, que con anterioridad a Darwin, numerosos autores vieron la posibilidad de resolver muchos de estos problemas apelando a una explicación evolutiva según la cual la fauna actual, fruto de una larga secuencia de modificaciones, com-

Escaneado con CamScanner

prendería a los descendientes de las formas fósiles. Pero esta hipótesis no era capaz de explicar por qué las formas modernas diferían de sus antecesores evolutivos y qué fue lo que motivó su evolución.

La obra de Darwin suministraría la respuesta.

Darwin y "El Origen de las Especies"

La pregunta que Darwin intentó contestar fue: —si hay millares de especies existiendo hoy día y millares más que existieron en el pasado ¿a qué procesos se debe la aparición de estas especies?

Darwin dió con la respuesta a esta pregunta solamente después de haber resuelto un caso igualmente paradójico que había llamado poderosamente su atención a lo largo de muchos años de cuidadosa observación. Darwin había observado que todos los organismos vivientes tratan de perpetuarse por medio de diferentes procesos reproductivos y que las especies de la naturaleza tienden a producir muchos más descendientes que los que son necesarios para su supervivencia; sin embargo, en términos numéricos, la población de una especie dada se mantiene relativamente constante a través del tiempo ¿Cómo puede explicarse semejante contradicción? En realidad, lo que ocurre es relativamente simple y evidente; muchos de los descendientes de cada generación no sobreviven. A partir de esta observación se llega fácilmente a la conclusión que existe una relación constante entre los descendientes que sobreviven y los que no logran hacerlo. Para entenderlo tomaremos un ejemplo sencillo. Supongamos que una determinada especie de polillas vive en un ambiente en el cual los ejemplares oscuros son menos visibles que los claros y por ello menos susceptibles de ser atacados por sus depredadores naturales. El ambiente actúa como un selector y de este modo reduce la contribución de las polillas de color más claro en la próxima generación; la proporción de polillas claras que es atrapada y exterminada por sus enemigos antes del término de su vida reproductiva es mayor que la de las variedades oscuras. Las formas oscuras por consiguiente producen más descendencia en la siguiente generación que las polillas claras.

Selección natural y aislamiento reproductivo

Por consiguiente, puede considerarse que las condiciones naturales del ambiente operan de un modo selectivo, reduciendo en número a las variedades mal adaptadas de la especie y aumentando la proporción de las variedades mejor adaptadas. Darwin llamó a este proceso *selección natural.* La idea de selección natural nos ayuda a comprender más profundamente cómo una especie puede cambiar en un período de tiempo, pero no es inmediatamente patente de qué forma se relaciona con la preocupación inicial de Darwin por el origen de las especies. Para entender esta relación se debe tener en cuenta

Escaneado con CamScanner

otro fenómeno, el del *aislamiento reproductivo*, responsable de que un grupo de organismos o bien no pueda cruzarse, o no se cruce con otro. En circunstancias normales el aislamiento reproductivo prevalece entre los miembros de dos especies cualquiera.

Ocasionalmente, una especie llega a dividirse en dos o más subespecies reproductivamente aisladas. Esto puede ocurrir por muchas razones. La separación puede ser repentina e inmediata, por ejemplo, como resultado de un terremoto o de lluvias torrenciales. Un desastre natural como los mencionados provoca a menudo subdivisiones de muchas de las especies viviendo en las zonas afectadas. También el aislamiento puede ser producido por acontecimientos que tardan mucho tiempo en suceder en un ambiente, como una sequía, o una disminución gradual de la temperatura media anual, o la invasión de una zona por una nueva especie. Con la aparición del hombre, entraron en juego muchas causas *artificiales*, o culturales de aislamiento reproductivo. Los acontecimientos culturales no solamente afectan al hombre sino también a otros organismos (por ejemplo, la construcción de una carretera o el incendio de un campo pueden alterar el equilibrio ecológico previo y producir un aislamiento reproductivo entre los miembros de una especie anteriormente capaces de cruzarse). Cualquiera que sea la causa, lo importante son los resultados; un grupo de organismos que anteriormente constituía una unidad reproductiva se divide al menos en dos de dichas unidades.

Una vez que una especie se ha subdividido, la selección natural puede hacer que las especies resultantes se vayan diferenciando progresivamente y, dado que no hay dos medios ambientes idénticos, es de esperar que las diferencias que los distinguen uno del otro, por pequeñas que sean, se reflejarán en las exigencias de adaptación de los organismos que viven en ellos. A medida que aumenta la divergencia, las formas resultantes se hacen lo bastante diferentes como para ser consideradas como especies distintas. Vemos pues que la descripción del modo en que una especie ancestral puede producir dos nuevas especies mediante la selección y el aislamiento reproductivo contesta a la pregunta inicial de cómo se originan las especies.

El impacto de la selección natural sobre la biología fue considerable. El concepto primitivo de que las especies eran esencialmente entidades inmutables era sustituido por un enfoque, que apoyándose sobre el cambio y la adaptación constantes, consideraba a las especies contemporáneas como el fruto de una larga sucesión de alteraciones producidas en unidades aisladas por selección natural. Además de este cambio fundamental de punto de vista, la selección natural tuvo otras consecuencias más específicas: la búsqueda deliberada de ascendientes fósiles de las formas modernas, el interés por los fenómenos de la herencia gracias a los cuales una generación transmite un potencial adaptativo innato a la generación siguiente, y la aparición de una serie inédita de interesantes problemas. Por supuesto, los nuevos conceptos no fueron aceptados de inmediato. Muchos científicos y la mayoría del públi-

Escaneado con CamScanner

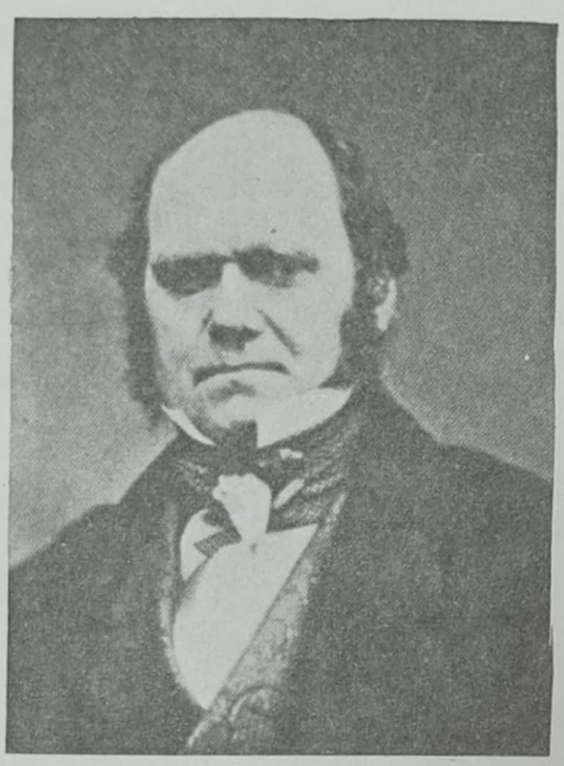


Figura 1-3. Charles Darwin (1809-1882). (Cortesía British Museum, Natural History.)

Figura 1-4. Gregor Mendel (1822-1884). (Cortesía The New York Academy of Medicine.)

co rechazaron la evolución y la selección natural. Se dieron muchas razones pero la oposición más fuerte al "Darwinismo" surgió al plantearse la incógnita de si el hombre había evolucionado o no de algún ser inferior.

Mientras se desarrollaba y se debatía la teoría de la evolución, la antropología hacía su aparición como disciplina separada, distinta y consciente de su originalidad. La teoría de la evolución desempeñó un papel importante en el temprano desarrollo de la antropología científica, aunque más en la antropología cultural que en la antropología física. Muchos autores de la segunda mitad del siglo diecinueve y principios del siglo veinte aplicaron los procesos de evolución a los problemas del crecimiento cultural, del desarrollo y de la variación mientras que en antropología física la discusión sobre la raza era el tema predominante. La identificación de las formas de diferenciación biológica de los hombres, la descripción de esas diferencias y su clasificación racial continuaban siendo el objetivo principal, pero, por primera vez, dejaban de ser la actividad exclusiva. La conclusión de la controversia centrada en la evolución humana requería pruebas, concretamente pruebas paleontológicas. De ahí que el efecto inmediato de la obra de Darwin en la antropología física fuera de estimular la búsqueda sistemática de los fósiles de los antecesores

Escaneado con CamScanner

del hombre (Capítulo 6), acentuando con ello la diferenciación de la antropología física en paleontología y heterografía. En cuanto al concepto de raza, el punto de vista anterior cambió aunque no radicalmente. Para comprender cómo intervino el cambio es necesario tratar someramente la historia de la genética.

LA GENETICA: UNA TEORIA DE LA HERENCIA

La teoría de la selección natural de Darwin puede describirse como un mecanismo introductor de cambios capaces de mejorar la adaptación de una generación a la siguiente. La evolución puede ser también definida como una acumulación selectiva de mutaciones generacionales. Este punto de vista sugiere un modo patente y particularmente fructífero de estudiar la mutación evolutiva: determinar y avalizar la manera como una generación transmite sus características a la siguiente. La ciencia genética no era conocida de Darwin, aunque los trabajos que establecerían sus cimientos fueron realizados por su contemporáneo, el monje austríaco Gregor Mendel. De hecho eran varias las teorías que circulaban sobre la herencia, siendo la teoría de la mezcla y la de la herencia de los caracteres adquiridos las más notables y las más ampliamente aceptadas por la comunidad científica de entonces. La *teoría de la mezcla* era en esencia una explicación simple y de *sentido común* de la herencia, según la cual, los hijos presentaban una mezcla de los caracteres de los padres. Existen pruebas a favor de esta concepción, pero también abundan los datos de observación contrarios a ella o que constituyen excepciones; basta con observar cómo unas veces, los hijos de una pareja tienden a ser una *mezcla* media de los padres y, otras, el niño se parece únicamente al padre, o a la madre, pero no a ambos a la vez. Hay, además, muchos casos en que el niño no se parece en muchos de sus caracteres ni al padre ni a la madre. Es sorprendente observar cómo esta teoría, que no ha sido nunca sistemáticamente formulada ni comprobada empíricamente, ha arraigado en nuestra sociedad de hoy, hasta el punto que muchas excepciones se tomen como *rechazos, atavismos* o *reversiones*. Todos estos términos se emplean sinónimamente para indicar que la persona en cuestión presenta los caracteres de un *lejano* antecesor y no los de los padres. Esta explicación no es convincente y la teoría, nunca tomada en serio por la ciencia moderna, se derrumba bajo el peso de la evidencia contraria.

Según la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos, los acontecimientos que sobrevienen a un organismo durante el curso de su vida marcan a su material hereditario de tal forma que su descendencia se hallará en mejores condiciones para hacer frente al mismo tipo de experiencias durante su existencia. Su autor se considera que fue J.B.P.A. Lamarck, al formularla explícitamente por escrito; pero de hecho, versiones sólo ligeramente diferen-

Escaneado con CamScanner

tes ya estaban implícitas durante siglos en los trabajos de muchos eruditos. El punto de vista de Lamarck, combatido por más de cien años, está adquiriendo una nueva popularidad, bajo una forma modificada, a la luz de los resultados de varios experimentos de biología molecular recientes. La teoría, aceptada por Darwin, implicaba que el modo de vida de un organismo le conducía a producir una descendencia mejor adaptada para aquel modo de vida. O sea que un herrero engendraría hijos predestinados a ser buenos herreros. Los antecesores de la girafa, generación tras generación, alargaron el cuello en el afán de alcanzar los brotes y hojas más suculentos de las cimas de los árboles. El resultado fue la girafa.

Uno de los problemas más complejos asociado con la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos proviene del hecho que la teoría implica una transferencia mecánica de los efectos del medio ambiente al material genético que es transmitido de una generación a la siguiente. Es decir, si el tipo de vida que lleva un individuo modifica el material hereditario ¿cómo tiene lugar esta modificación? Esta pregunta nunca ha sido satisfactoriamente contestada, pero uno de los intentos más notables fue efectuado por Darwin, al proponer la teoría de la *pangénesis*, que postula la presencia en todas las células del cuerpo de partículas llamadas gémulas las cuales son modificadas o marcadas por el tipo de vida del ser. Estas gémulas se suponía que penetraban en el sistema circulatorio para combinarse con otras partículas presentes en las células reproductivas y modificar la naturaleza de estas células en consecuencia. De hecho, lo que hace esta teoría es reconocer una necesidad lógica de la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos. Sin embargo, no hay pruebas empíricas de la existencia de dichas gémulas, y la teoría de la pangénesis ha sido desechada. Es por ello que la teoría de la herencia de los caracteres adquiridos ha sido acogida con bastante circunspección por la biología durante mucho tiempo, sobre todo en Europa Occidental y en Estados Unidos. En tiempos recientes, logró, no obstante, cierta popularidad en la Unión Soviética, popularidad que ha decaído de nuevo durante la última década. Irónicamente, a lo largo del mismo período, la ciencia ha visto cómo se iba acumulando un conjunto de datos que apuntan, cada vez con más evidencia, hacia la conclusión de que las experiencias de la vida de un organismo pueden, efectivamente, modificar su material genético. Experimentos recientes muestran, por ejemplo, que las bacterias carentes de un gen determinado se lo procurarán de un virus invasor que lo posea, con la particularidad de que el gen así obtenido puede aparentemente ser traspasado a las células de la bacteria hija.

Los experimentos de transferencia de la capacidad de aprender han sido aún más espectaculares, si bien desde un punto de vista genético no han sido concluyentes. Consisten esencialmente en transplantar extractos cerebrales de animales adiestrados para efectuar determinadas tareas. Se ha experimentado con sujetos tan diversos como lombrices, ratas, ratones y peces. La mejora en

Escaneado con CamScanner

el organismo receptor es, sin embargo, de corta duración y no existen pruebas concluyentes de su transmisión genética a la descendencia. La única conclusión que puede deducirse es probablemente que no existe incompatibilidad irreducible entre una teoría de la herencia de los caracteres adquiridos y la genética mendeliana moderna.

Las ideas modernas de la herencia reposan sobre la teoría de las partículas y, como ya se ha dicho antes, el trabajo que condujo a ella fue efectuado en vida de Darwin pero pasó desapercibido hasta principios del siglo veinte. Según la *teoría de la herencia de las partículas,* las características heredadas de una generación son transmitidas a la siguiente por medio de partículas, o genes, presentes en pares en los seres vivientes, pero presentes sólo individualmente en las células reproductivas. Así cualquier individuo recibirá la mitad de su número total de genes de un progenitor y la otra mitad del otro.

MENDEL Y LA TEORIA DE LAS PARTICULAS

El trabajo experimental que condujo a esta teoría fue llevado a cabo por Gregor Mendel en la década de 1860 y empezó de manera muy simple. Mendel cuidaba de un huerto en el que, entre otras cosas, crecían guisantes. Mendel observó que los guisantes diferían unos de otros en varias características, tales como la longitud y color del tallo, el color de la semilla, la forma de la vaina y de la semilla, etc... Decidió entonces investigar sobre las diferencias generacionales en algunos de estos rasgos y procedió a entrecruzar las plantas. En total experimentó con siete caracteres, contando cada uno con sólo dos modos de expresión (Tabla 1-1).

Los resultados observados en la generación híbrida eran, por sí mismos, prueba convincente contra la teoría hereditaria de la mezcla, pero aún más importante para nosotros sería la conclusión alcanzada por Mendel respecto a la relación entre los dos modos de expresión de cada carácter. Dado que uno y sólo uno de ellos aparecía en los híbridos (la generación F_1), Mendel llamaba a la forma resultante *dominante* y a la que no aparecía *recesiva.* Aún reducida a estas observaciones, la contribución de Mendel a la genética hubiera sido considerable; pero él continuó con sus experimentos.

Los híbridos resultantes del primer cruce fueron apareados entre ellos. Los resultados obtenidos figuran en la tabla 1-2.

Semejante coincidencia en los resultados de los siete cruces debió asombrar a Mendel. La aparición de las variedades dominantes no suponía gran sorpresa tras los resultados del primer cruce; pero la reaparición sistemática de las formas recesivas podía significar solamente una cosa, la calidad determinante del carácter recesivo estaba presente aún cuando no se hubiera manifestado en la generación F_1.

De estos experimentos Mendel sacó la conclusión de que: 1) las aptitudes

Escaneado con CamScanner

Tabla 1-1 Cruces iniciales de Mendel e híbridos resultantes

CARACTERES	RESULTADOS EN LOS HIBRIDOS (GENERACION F_1)
1. Forma de la semilla arrugada X redonda	todas redondas
2. Color del endospermo amarillo X verde	todos amarillos
3. Color de la piel de la semilla gris X blanco	todas grises
4. Forma de la vaina lisa X arrugada	todas lisas
5. Color de la vaina verde X amarillo	todas verdes
6. Posición de las flores axial X terminal	todas axiales
7. Longitud del tallo largo X corto	todos largos

heredadas de una generación son transmitidas a la siguiente mediante partículas que retienen su efecto potencial aún cuando su presencia no se manifieste por la aparición del carácter; 2) estas partículas se presentan por pares, una de cada progenitor, y son transmitidas individualmente a la siguiente generación. Esto es lo que se enuncia en la primera ley de la herencia de Mendel (Tabla 1-3).

Mendel añadiría un eslabón más a su investigación al decidir examinar pares de características en vistas al cruce de plantas dominantes respecto a dos rasgos (por ejemplo, semillas redondas y endospermo amarillo) con plantas recesivas respecto a los mismos rasgos (semillas arrugadas, endospermos

Tabla 1-2 Resultados de los cruces de la Generación F_1

CRUCES F_1	PROPORCION APROXIMADA EN LOS HIBRIDOS F_2
1. Redondo X redondo	3 redondos por 1 arrugado
2. Amarillo X amarillo	3 amarillos por 1 verde
3. Gris X gris	3 grises por 1 blanco
4. Lisa X lisa	3 lisas por 1 arrugada
5. Verde X verde	3 verdes por 1 amarilla
6. Axial X axial	3 axiales por 1 terminal
7. Largo X largo	3 largos por 1 corto

Escaneado con CamScanner

Tabla 1-3 Primera ley de la herencia de Mendel

Cruces "puros" de primera generación (pares de unidades)	Redondo (Rr)	X arrugado (rr)		
Unidades heredadas individualmente por la segunda generación (F_1)	Redondo Rr	Redondo Rr	Redondo Rr	Redondo Rr
Unidades heredadas individualmente por la tercera generación (F_2)	Redondo Rr	Redondo Rr	Redondo rR	Arrugado rr

verdes). En la generación F_1 Mendel observó, tal como era de esperar, que todos los híbridos daban semillas redondas y endospermos amarillos. Entonces surgía la cuestión ¿Qué ocurre con las partículas (genes) cuando se cruzan los híbridos F_1? Los genes que determinan la forma de la semilla y el color del endospermo ¿permanecen juntos de una generación a otra o se reparten independientemente los unos de otros? La respuesta figura en la tabla 1-4. El experimento le condujo a concluir que en el proceso hereditario los genes determinantes de la herencia se reparten independientemente. Esto constituye la segunda ley de Mendel.

Tabla 1-4 Resumen del experimento de Mendel utilizando pares de caracteres

GENERACION				
Inicial	Redonda-Amarillo RRYY	X	Arrugada-Verde rryy	
F_1	Redonda-Amarillo RrYy	X	Redonda-Amarillo RrYy	
F_2	9 Redonda-Amarillo RRYY (1) RRYy (2) RrYY (2) RrYy (4)	3 Redonda-Verde RRyy (1) Rryy (2)	3 Arrugada-Amarillo rrYY (1) rrYy (2)	1 Arrugada-Verde rryy (1)

A pesar de que el concepto evolutivo, como se dijo anteriormente, había centrado su atención sobre el proceso hereditario, la importancia de la obra de Mendel pasó desapercibida durante más de treinta años, hasta que, en el año 1900, fue nuevamente descubierta.

La obra de Mendel proporciona el fundamento para el estudio de la *genética*, rama de la ciencia moderna que se ocupa de comprender y explicar cómo se producen entre individuos similitudes y diferencias debidas a factores hereditarios. En los últimos años la genética ha progresado rápidamente,

Escaneado con CamScanner

diversificándose en nuevas subdisciplinas y convirtiéndose en uno de los campos más atractivos de la ciencia moderna. La antropología se ha apoyado ampliamente en la genética de poblaciones, subrama de la genética que se ocupa de la composición genética de los cruces de poblaciones y de los factores que motivan que dichas composiciones varíen. La genética de poblaciones será estudiada más en detalle en el capítulo 3.

EL PROBLEMA DE LA VARIABILIDAD

La selección natural había planteado el problema de la variabilidad; la teoría particulista de la herencia, en parte, lo resolvía. Pero ¿de dónde viene la variabilidad y cómo se mantiene?

La selección natural podría ser considerada como un proceso formativo y creativo capaz de moldear la variación de la descendencia en los grupos, durante un período de tiempo, de forma que se mejorara la adaptación. Actuaría como un mecanismo que tiende a desembarazarse de las variaciones peor adaptadas de cada generación, mientras favorece las mejor adaptadas. A primera vista, un proceso como éste debería conducir a la uniformidad de los miembros de una especie determinada. Sin embargo, hoy día, después de mil millones de años o más de evolución, lo que se observa es una enorme gama de variaciones dentro de las especies y entre ellas. Ahora bien, si aceptamos el punto de vista de que las formas vivientes alcanzaron su aspecto actual por evolución a partir de formas primitivas mediante selección natural, ¿cómo se produjo la variabilidad?

Ni Darwin ni nadie lo sabía. No obstante, las observaciones de Mendel implicaban la solución de un problema parecido y su teoría particulista de la herencia significaba obviamente que, dada la presencia de diversos genes, la mecánica generacional especificada por las leyes de la herencia proporcionaba un potencial considerable para la conservación de la variabilidad. Por lo tanto, la teoría particulista aclara dos cosas: 1) el proceso de la herencia biológica, y 2) cómo, una vez presente, la variabilidad se conserva. Pero ¿de dónde procede la variabilidad genética?

La respuesta es la mutación, es decir, un cambio en el material hereditario. Esto no se comprendería suficientemente hasta varios años después de la muerte de Darwin.

La importancia de la mutación sólo podía apreciarse si se aceptaban otras cuatro consideraciones teóricas: 1) el concepto evolutivo que pretendía que la vida cambiaba a través de las modificaciones introducidas por la selección natural (aportación de Darwin); 2) la admisión de que la herencia en la naturaleza estaba controlada por partículas (esto fue demostrado por los trabajos de Mendel); 3) la observación de que los rasgos controlados por estas partículas pueden cambiar bruscamente de una generación a la siguiente (demostrado por los experimentos del botánico holandés Hugo de Vries) y 4) una

Escaneado con CamScanner

explicación que, partiendo de cómo podían cambiar las partículas de la herencia, explicase la existencia de las mutaciones. Sabemos, en efecto, que ciertos factores pueden generar nueva variabilidad. La primera causa de mutación que se identificó fueron los rayos X.

Las tres primeras de estas teorías circulaban ya por el año 1900, pero al principio el significado de las mutaciones y su relación con los trabajos de Mendel y con el problema de la variabilidad en el contexto de la evolución no estaban claros. El descubrimiento de las mutaciones parecía negar la validez de la selección natural. Si a las mutaciones se las consideraba como cambios bruscos entre dos generaciones, entonces resultaba que la evolución se efectuaba más por estos repentinos saltos "espontáneos" que por medio de los cambios de adaptación graduables implícitos en la selección natural. Pero, en este punto la obra de Mendel fue de capital importancia para aclarar que no había contradicción entre las dos doctrinas. En efecto, los experimentos de Mendel demostraron que los repentinos cambios cualitativos entre generaciones podían ocurrir natural y regularmente siguiendo unas líneas previsibles, y bastaron para dar cuenta de las diferencias entre una generación y la siguiente. Pero ¿de dónde procedía la *nueva* variación? Partiendo de la teoría particulista del proceso de la herencia, solamente se precisaba de un paso más para postular que la nueva variación era una consecuencia de la alteración de la estructura de los genes (las partículas de la herencia), lo cual es, de hecho, una definición muy aceptable de la *mutación* en la genética moderna: un cambio en la estructura de un gen.

Sin embargo, una vez alcanzada esta conclusión se plantea el problema de saber que es lo que motiva el cambio en la estructura del gen. Si las mutaciones producen nuevas formas de un rasgo ¿qué es entonces lo que es responsable de las mutaciones? Esta pregunta no fue fácil de contestar; tomó más de 25 años, después del redescubrimiento de la obra de Mendel, para obtener la información necesaria que permitiera hacerlo.

Durante este tiempo, la mosca común de la fruta se convirtió en un importante sujeto experimental en el estudio de la genética, acumulándose gran cantidad de información sobre la genética de este humilde animal. Esta mosca presentaba con regularidad una pequeña proporción de variedades mutantes en cada generación, independientemente del tipo de experimento a que se la sometiera y del rigor de los controles de experimentación. H.J. Muller, que estudiaba el problema de las causas de las mutaciones, decidió comprobar si se podía alterar el ritmo de sucesión de dichas mutaciones, variando con este fin ciertas condiciones ambientales. Sometió a las moscas a diversas intensidades de iluminación y a distintos movimientos; las trató con drogas y con alcohol; según sus propias palabras "las moscas fueron tratadas de generación en generación de todas las formas excepto con afecto". El resultado fue siempre el mismo; a cada generación surgía la misma aunque pequeña proporción de variedades mutantes. Muller siguió experimentando con diversas

Escaneado con CamScanner

intensidades de rayos X y los resultados fueron realmente interesantes; la generación surgida de los ejemplares irradiados mostró un notable incremento en la proporción de mutantes. Más aún, la relación entre la intensidad de exposición a los rayos X y la proporción de mutantes estaba correlacionada en alto grado; cuanto mayor era la exposición a los rayos X, más abundantes eran los mutantes en la siguiente generación. Al fin, pues, se sabía algo sobre el origen de las mutaciones: algunas estaban causadas por la radiación. Retrospectivamente esto tiene sentido ya que todos los organismos vivientes están continuamente sujetos a pequeñas y regulares dosis de radiación. De ahí que la radiación se tomara no sólo como factor capaz de incrementar el siempre existente bajo ritmo de mutación, sino también como causa de dicho bajo ritmo.

Posteriormente al descubrimiento de Muller se han identificado diversos otros agentes mutágenos: sustancias químicas como la cafeína y el fenol, fuentes de radiación de alta energía. De igual modo se han identificado unas cuantas sustancias que reducen el ritmo de la mutación. En general, la importancia de los rayos X como causa de mutación ha ido disminuyendo en cierto grado al identificarse otros factores (Crow, 1969).

A pesar de los progresos realizados, las principales causas de las mutaciones son todavía desconocidas. Por añadidura, la situación se ha complicado al constatar que algunas mutaciones pueden influir por ellas mismas sobre el ritmo de mutación de otros genes.

SELECCION NATURAL, GENETICA Y LA NUEVA ANTROPOLOGIA FISICA

Para quienes se esforzaban en descubrir, identificar y clasificar a las razas, las implicaciones de la selección natural y de la genética eran evidentes y conducían a una sola conclusión: las razas no cesan de experimentar cambios puesto que las condiciones de supervivencia a las cuales los seres humanos deben adaptarse son también cambiantes. Por eso, unas razas tanto pueden asemejarse por haberse adaptado a las mismas condiciones ambientales, como pueden ser diferentes bajo condiciones de adaptación distintas. Por consiguiente, una clasificación racial reflejará una distribución de la variabilidad humana temporal y carecerá tanto de significado real como de implicaciones inmediatas. La situación así comprendida planteaba dos alternativas; o abandonar pura y simplemente la noción de raza y proseguir por otro camino, o bien integrar el análisis racial con las implicaciones de la selección y la genética. La segunda opción fue, con mucho, la más aceptada. Pero ¿cómo lograr semejante integración? Simplemente, utilizando como base de las clasificaciones raciales sólo aquellos rasgos que no se presentan influenciados por la selección; estos rasgos recibieron la denominación de rasgos no adaptativos.

Escaneado con CamScanner

El razonamiento era que si la selección modifica la expresión de la variabilidad genética entonces no se puede contar con los rasgos modificados para identificar y clasificar a las razas. Pero quizás no todos los rasgos están modificados por selección; y si no lo son, los rasgos no adaptativos podrían considerarse como "etiquetas" particularmente útiles en la identificación de la filiación racial.

Las medidas somáticas estándar utilizadas hasta entonces aparecían como inadecuadas. La talla, el peso, la longitud de la cabeza, del brazo, etc. son medidas dependiendo del tamaño global del cuerpo, fácilmente influenciadas por el medio ambiente a través de la alimentación, la enfermedad y los traumas. Era por lo tanto normal que se sospechara una influencia de la selección natural. Había, sin embargo, una técnica más prometedora que las demás entre las utilizadas por los antropólogos físicos; a saber, la que consistía en presentar dos o más mediciones somáticas bajo la forma de razones, las cuales, una vez transformadas en tantos por ciento, pasaban a denominarse índices. Por ejemplo, la razón anchura/longitud de la cabeza, multiplicado por 100 es el índice cefálico.

Estos índices son independientes del tamaño corporal total; un individuo con una cabeza grande puede presentar el mismo índice cefálico que otro con una cabeza pequeña. De inmediato, los índices fueron considerados como rasgos no adaptativos, utilizables en el análisis racial. Pero a principios de siglo, Franz Boas (1912) realizó un estudio sobre los inmigrantes polacos a los Estados Unidos del cual resultaba que el índice cefálico estaba, de hecho, influenciado por el medio ambiente. Como consecuencia del mencionado estudio y también de los que le siguieron, empezó a dudarse de todos los índices, e incluso de la noción misma de los rasgos no adaptativos.

El concepto tradicional de raza empezaba a mostrar algo más que los signos de desgaste debidos al tiempo. Observado de cerca, sus fundamentos se agrietaban. Sobre toda la superficie del globo, poblaciones enteras desaparecían rápidamente, incapaces de resistir el impacto físico de los pueblos colonizadores y de protegerse de las enfermedades aportadas por éstos. Numerosos pueblos perdían sus caracteres distintivos como resultado de las uniones consanguíneas. En uno u otro de los casos, el resultado para el antropólogo físico era el mismo: una preciosa información sobre la variabilidad biológica desaparecía rápidamente, para siempre. A cualquier precio convenía registrarla y conservarla.

Bajo la obsesión de esta necesidad, las primeras décadas del siglo conocieron una actividad desbordante de lo que podría llamarse antropología física de salvamento. Individuos de todas las poblaciones del globo y restos de esqueletos descubiertos por los arqueólogos fueron medidos rigurosamente, y los datos obtenidos, registrados y publicados. Por idénticas razones, los antropólogos culturales hacían prácticamente lo mismo con las costumbres, creencias y mitos de las poblaciones amenazadas de desaparición. Antropólogos físicos y

Escaneado con CamScanner

antropólogos culturales actuaban de acuerdo con una filosofía que podría resumirse en "recoger la información, hoy; ver su significado después". El resultado fue una rápida y gigantesca acumulación de información descriptiva.

La antropología física de salvamento prosperó en las décadas de los 20 y 30, época durante la cual tuvieron lugar dos acontecimientos de gran alcance, pero con diferentes efectos sobre la antropología física. Uno de ellos fue el inicio de las observaciones sistemáticas del comportamiento de los más próximos parientes del hombre, los *Primates*. Este acontecimiento tuvo poca resonancia sobre el problema de las razas, y por tal razón nos limitaremos, de momento, a mencionarlo. En el capítulo 2, en cambio, será estudiado con bastante detalle.

El otro acontecimiento citado está más ligado con el tema de la raza, si bien su importancia tardaría aún mucho tiempo en ser reconocida. El acontecimiento mismo, la realización de la importancia de los caracteres heredados, en antropología física, se desarrolló lentamente. El interés empezó a despertarse con la acumulación de datos sobre los grupos sanguíneos, en particular los grupos ABO, aspecto que trataremos con el debido detalle en otro capítulo. De momento conviene señalar su efecto inmediato sobre la antropología física. Poco a poco, los grupos sanguíneos iban apareciendo como los rasgos no adaptativos ideales, y por ende, como las bases de partida para la solución de los problemas planteados por las razas. En efecto, si nos fijamos en sus atributos, los grupos sanguíneos son: 1) constantes durante la vida del individuo, 2) rigurosamente hereditarios, 3) fácilmente determinables, 4) fáciles de presentar en forma numérica, y 5) variados en cuanto a sus frecuencias de ocurrencia de un punto a otro (Boyd, 1950). Además, no existía prejuicio alguno respecto a los diferentes grupos sanguíneos y se suponía que escapaban a los efectos de la selección.

Los datos sobre los grupos sanguíneos empezaron a acumularse lentamente entre 1920 y 1930. Durante la Segunda Guerra Mundial se dió un gran paso adelante gracias a las determinaciones sistemáticas efectuados en los ejércitos y las poblaciones civiles de numerosos países en guerra. A partir de 1950 era posible ya hacerse una primera idea sobre la eventual aportación de los datos recogidos al problema de las razas, y más particularmente al de la clasificación racial. William Boyd, inmunologista de la Universidad de Boston, compiló los datos existentes sobre los grupos sanguíneos y, junto con algunos otros rasgos hereditarios, los publicó en un libro (Boyd, 1950), con el intento de establecer una clasificación de las razas humanas. En otras palabras, a partir de un riguroso control genético, repetía el intento que Blumenbach llevó a cabo 150 años antes ¿Con qué resultados? *Ambas clasificaciones son prácticamente iguales.* Boyd clasificaba el género humano en seis razas, cinco de ellas eran las mismas razas continentales de Blumenbach; la sexta estaba formada exclusivamente por los vascos, separados de las demás poblaciones europeas en base a su extraordinaria frecuencia en Rh negativo.

Escaneado con CamScanner

Así, en un intervalo de 150 años, poco era lo que se añadía al conocimiento de las razas. El concepto mismo de raza parecía poder ser abandonado puesto que carecía de aplicación, como de hecho hicieron unos cuantos antropólogos físicos (Montagu, 1964; Livingston, 1964; Bruce, 1964; Kelso, 1967; Hiernaux, 1964), pero la mayoría no les siguió por este camino. Es curioso observar cómo lo que parecía el signo más prometedor de los pasados treinta años se ha convertido en motivo de confusión respecto al problema de las razas. Dicho tema será tratado bajo su nuevo enfoque y con mayor detalle en el capítulo 9.

Antes de abandonarlo, debemos subrayar, no obstante, que la investigación de los grupos sanguíneos ha tenido una influencia sutil y profunda en la situación actual de la antropología física. Para comprenderlo basta imaginar a los antropólogos físicos de los años 30 midiendo a la gente y tomándoles muestras de sangre en el intento de recoger y salvaguardar una información que iba a desaparecer para siempre. En este aspecto, la tarea no presentaba dificultad ni planteaba problema alguno. Pero a partir del momento en que trataron de analizar los datos obtenidos y presentar un informe, se veía claramente que mediciones y grupos sanguíneos no tenían el mismo significado. Las mediciones permitían comparar y evaluar las relaciones existentes entre *individuos* mediante aplicación del simple principio según el cual a mayor similitud entre individuos más estrecha la relación que les correspondía. En cambio, es evidente que el principio no tiene aplicación inmediata a los tipos sanguíneos. Hermanos y hermanas, por un lado, padres e hijos, por el otro, suelen diferir muy a menudo en sus tipos sanguíneos, mientras que individuos sin parentesco alguno entre ellos, con frecuencia presentan idénticos tipos sanguíneos. No obstante, a medida que se iba acumulando la información sobre los grupos sanguíneos se hacía patente que convenía aplicar un principio modificado a los grupos de individuos; es decir, a las *poblaciones*: a mayor similitud entre poblaciones, más estrecho el parentesco. Este es, en efecto, el principio fundamental de la clasificación de Boyd.

El cambio de enfoque fue notable ya que nuestra atención pasó del individuo a centrarse en la población, en tanto que unidad de estudio. Además, las diferencias en las poblaciones, que hasta entonces se explicaban como el resultado de mezclas, empezaron a ser consideradas como diferencias de adaptación. En el inicio, el cambio de enfoque sirvió meramente para separar a los antropólogos jóvenes de los viejos. Sin embargo, el éxito aguardaba a quienes persistieron en el enfoque genético, puesto que al poco tiempo lograban establecer una teoría de la genética de las poblaciones bien articulada y directamente aplicable a las poblaciones humanas. La teoría había sido elaborada y experimentada con poblaciones de plantas y animales de ensayo. La primera aplicación hecha por los antropólogos físicos a las poblaciones humanas consistió en examinar las mismas incógnitas planteadas anteriormente en los grupos experimentales; a saber, la medición de los efectos de la selección natural, el estudio del efecto de la consanguinedad sobre la estructura gené-

Escaneado con CamScanner

Así, en un intervalo de 150 años, poco era lo que se añadía al conocimiento de las razas. El concepto mismo de raza parecía poder ser abandonado puesto que carecía de aplicación, como de hecho hicieron unos cuantos antropólogos físicos (Montagu, 1964; Livingston, 1964; Bruce, 1964; Kelso, 1967; Hiernaux, 1964), pero la mayoría no les siguió por este camino. Es curioso observar cómo lo que parecía el signo más prometedor de los pasados treinta años se ha convertido en motivo de confusión respecto al problema de las razas. Dicho tema será tratado bajo su nuevo enfoque y con mayor detalle en el capítulo 9.

Antes de abandonarlo, debemos subrayar, no obstante, que la investigación de los grupos sanguíneos ha tenido una influencia sutil y profunda en la situación actual de la antropología física. Para comprenderlo basta imaginar a los antropólogos físicos de los años 30 midiendo a la gente y tomándoles muestras de sangre en el intento de recoger y salvaguardar una información que iba a desaparecer para siempre. En este aspecto, la tarea no presentaba dificultad ni planteaba problema alguno. Pero a partir del momento en que trataron de analizar los datos obtenidos y presentar un informe, se veía claramente que mediciones y grupos sanguíneos no tenían el mismo significado. Las mediciones permitían comparar y evaluar las relaciones existentes entre *individuos* mediante aplicación del simple principio según el cual a mayor similitud entre individuos más estrecha la relación que les correspondía. En cambio, es evidente que el principio no tiene aplicación inmediata a los tipos sanguíneos. Hermanos y hermanas, por un lado, padres e hijos, por el otro, suelen diferir muy a menudo en sus tipos sanguíneos, mientras que individuos sin parentesco alguno entre ellos, con frecuencia presentan idénticos tipos sanguíneos. No obstante, a medida que se iba acumulando la información sobre los grupos sanguíneos se hacía patente que convenía aplicar un principio modificado a los grupos de individuos; es decir, a las *poblaciones*: a mayor similitud entre poblaciones, más estrecho el parentesco. Este es, en efecto, el principio fundamental de la clasificación de Boyd.

El cambio de enfoque fue notable ya que nuestra atención pasó del individuo a centrarse en la población, en tanto que unidad de estudio. Además, las diferencias en las poblaciones, que hasta entonces se explicaban como el resultado de mezclas, empezaron a ser consideradas como diferencias de adaptación. En el inicio, el cambio de enfoque sirvió meramente para separar a los antropólogos jóvenes de los viejos. Sin embargo, el éxito aguardaba a quienes persistieron en el enfoque genético, puesto que al poco tiempo lograban establecer una teoría de la genética de las poblaciones bien articulada y directamente aplicable a las poblaciones humanas. La teoría había sido elaborada y experimentada con poblaciones de plantas y animales de ensayo. La primera aplicación hecha por los antropólogos físicos a las poblaciones humanas consistió en examinar las mismas incógnitas planteadas anteriormente en los grupos experimentales; a saber, la medición de los efectos de la selección natural, el estudio del efecto de la consanguinedad sobre la estructura gené-

Escaneado con CamScanner

Así, en un intervalo de 150 años, poco era lo que se añadía al conocimiento de las razas. El concepto mismo de raza parecía poder ser abandonado puesto que carecía de aplicación, como de hecho hicieron unos cuantos antropólogos físicos (Montagu, 1964; Livingston, 1964; Bruce, 1964; Kelso, 1967; Hiernaux, 1964), pero la mayoría no les siguió por este camino. Es curioso observar cómo lo que parecía el signo más prometedor de los pasados treinta años se ha convertido en motivo de confusión respecto al problema de las razas. Dicho tema será tratado bajo su nuevo enfoque y con mayor detalle en el capítulo 9.

Antes de abandonarlo, debemos subrayar, no obstante, que la investigación de los grupos sanguíneos ha tenido una influencia sutil y profunda en la situación actual de la antropología física. Para comprenderlo basta imaginar a los antropólogos físicos de los años 30 midiendo a la gente y tomándoles muestras de sangre en el intento de recoger y salvaguardar una información que iba a desaparecer para siempre. En este aspecto, la tarea no presentaba dificultad ni planteaba problema alguno. Pero a partir del momento en que trataron de analizar los datos obtenidos y presentar un informe, se veía claramente que mediciones y grupos sanguíneos no tenían el mismo significado. Las mediciones permitían comparar y evaluar las relaciones existentes entre *individuos* mediante aplicación del simple principio según el cual a mayor similitud entre individuos más estrecha la relación que les correspondía. En cambio, es evidente que el principio no tiene aplicación inmediata a los tipos sanguíneos. Hermanos y hermanas, por un lado, padres e hijos, por el otro, suelen diferir muy a menudo en sus tipos sanguíneos, mientras que individuos sin parentesco alguno entre ellos, con frecuencia presentan idénticos tipos sanguíneos. No obstante, a medida que se iba acumulando la información sobre los grupos sanguíneos se hacía patente que convenía aplicar un principio modificado a los grupos de individuos; es decir, a las *poblaciones*: a mayor similitud entre poblaciones, más estrecho el parentesco. Este es, en efecto, el principio fundamental de la clasificación de Boyd.

El cambio de enfoque fue notable ya que nuestra atención pasó del individuo a centrarse en la población, en tanto que unidad de estudio. Además, las diferencias en las poblaciones, que hasta entonces se explicaban como el resultado de mezclas, empezaron a ser consideradas como diferencias de adaptación. En el inicio, el cambio de enfoque sirvió meramente para separar a los antropólogos jóvenes de los viejos. Sin embargo, el éxito aguardaba a quienes persistieron en el enfoque genético, puesto que al poco tiempo lograban establecer una teoría de la genética de las poblaciones bien articulada y directamente aplicable a las poblaciones humanas. La teoría había sido elaborada y experimentada con poblaciones de plantas y animales de ensayo. La primera aplicación hecha por los antropólogos físicos a las poblaciones humanas consistió en examinar las mismas incógnitas planteadas anteriormente en los grupos experimentales; a saber, la medición de los efectos de la selección natural, el estudio del efecto de la consanguinedad sobre la estructura gené-

Escaneado con CamScanner

Así, en un intervalo de 150 años, poco era lo que se añadía al conocimiento de las razas. El concepto mismo de raza parecía poder ser abandonado puesto que carecía de aplicación, como de hecho hicieron unos cuantos antropólogos físicos (Montagu, 1964; Livingston, 1964; Bruce, 1964; Kelso, 1967; Hiernaux, 1964), pero la mayoría no les siguió por este camino. Es curioso observar cómo lo que parecía el signo más prometedor de los pasados treinta años se ha convertido en motivo de confusión respecto al problema de las razas. Dicho tema será tratado bajo su nuevo enfoque y con mayor detalle en el capítulo 9.

Antes de abandonarlo, debemos subrayar, no obstante, que la investigación de los grupos sanguíneos ha tenido una influencia sutil y profunda en la situación actual de la antropología física. Para comprenderlo basta imaginar a los antropólogos físicos de los años 30 midiendo a la gente y tomándoles muestras de sangre en el intento de recoger y salvaguardar una información que iba a desaparecer para siempre. En este aspecto, la tarea no presentaba dificultad ni planteaba problema alguno. Pero a partir del momento en que trataron de analizar los datos obtenidos y presentar un informe, se veía claramente que mediciones y grupos sanguíneos no tenían el mismo significado. Las mediciones permitían comparar y evaluar las relaciones existentes entre *individuos* mediante aplicación del simple principio según el cual a mayor similitud entre individuos más estrecha la relación que les correspondía. En cambio, es evidente que el principio no tiene aplicación inmediata a los tipos sanguíneos. Hermanos y hermanas, por un lado, padres e hijos, por el otro, suelen diferir muy a menudo en sus tipos sanguíneos, mientras que individuos sin parentesco alguno entre ellos, con frecuencia presentan idénticos tipos sanguíneos. No obstante, a medida que se iba acumulando la información sobre los grupos sanguíneos se hacía patente que convenía aplicar un principio modificado a los grupos de individuos; es decir, a las *poblaciones*: a mayor similitud entre poblaciones, más estrecho el parentesco. Este es, en efecto, el principio fundamental de la clasificación de Boyd.

El cambio de enfoque fue notable ya que nuestra atención pasó del individuo a centrarse en la población, en tanto que unidad de estudio. Además, las diferencias en las poblaciones, que hasta entonces se explicaban como el resultado de mezclas, empezaron a ser consideradas como diferencias de adaptación. En el inicio, el cambio de enfoque sirvió meramente para separar a los antropólogos jóvenes de los viejos. Sin embargo, el éxito aguardaba a quienes persistieron en el enfoque genético, puesto que al poco tiempo lograban establecer una teoría de la genética de las poblaciones bien articulada y directamente aplicable a las poblaciones humanas. La teoría había sido elaborada y experimentada con poblaciones de plantas y animales de ensayo. La primera aplicación hecha por los antropólogos físicos a las poblaciones humanas consistió en examinar las mismas incógnitas planteadas anteriormente en los grupos experimentales; a saber, la medición de los efectos de la selección natural, el estudio del efecto de la consanguinedad sobre la estructura gené-

Escaneado con CamScanner

tica de una población, o de la posible influencia ejercida por el tamaño de la población sobre la vida y la evolución de las poblaciones. La teoría terminó por centrarse en cuestiones que concernían a las poblaciones humanas, tales como las incidencias de la variabilidad genética de una población humana sobre su pasado evolutivo o sobre su potencial de adaptación de cara a los cambios futuros, sin descartar los efectos que pueden tener las prácticas culturales sobre la genética de las poblaciones.

Es probable que el lector haya observado ya cómo aquello que surgió con el problema del tratamiento simultáneo de las mediciones somáticas y de los grupos sanguíneos se transformó en una estrategia de diferente enfoque. En efecto, la atención pasó del individuo a la población, de los problemas de análisis racial y de la historia de los pueblos a los problemas de la adaptación y de dinámica de las poblaciones. La estrategia se desplazó de la mera descripción a la experimentación y a la resolución de los problemas. Los cambios fueron suficientemente bruscos como para que se pasara a denominar *Nueva Antropología Física* a la actividad investigadora surgida a partir de la Segunda Guerra Mundial (Washburn, 1951).

Las diferencias en el enfoque, la interpretación y el vocabulario se establecen, a menudo, de acuerdo con las fronteras políticas. Así, por ejemplo, en los Estados Unidos, la antropología física ha adquirido una entidad distintiva gracias a los recursos económicos puestos a su alcance por el gobierno en su afán de ampliar la enseñanza y la investigación científicas.

Pero, por regla general, la contribución de la investigación antropológica física al interés nacional es muy modesta, centrándose prácticamente en dos campos bien determinados y de especial interés para el estamento militar: 1) la antropometría o técnica de las mediciones de los seres humanos, y 2) la fisiología del *stress*. La antropometría se ha aplicado al diseño del equipo y de la vestimenta de los soldados, así como a la mejora de la relación hombre/máquina. Esta actividad lleva el nombre de antropología física aplicada.

Los estudios de stress fisiológico permiten saber cómo y hasta qué punto los seres humanos logran adaptar sus procesos fisiológicos a condiciones ambientales extremas. El interés estratégico de esos trabajos se desprende del tipo de problemas abordados; por ejemplo, el estudio de las condiciones de adaptación a grandes altitudes o a los climas extremados.

Fuera de estos campos concretos, la investigación antropológica física ha recibido menos ayuda, excepto en los casos en que su colaboración es útil a otros programas de investigación científica. Es por ello que la investigación reciente en heterografía y en evolución humanas se ha orientado principalmente hacia la genética, la fisiología y otros aspectos de investigación médica básica y de investigación odontológica.

No hay duda de que este papel simbiótico jugado por la antropología física prefigura un futuro de especialización creciente, con objetivos más limitados, técnicas más especializadas y un vocabulario cada vez más depurado.

Escaneado con CamScanner

Por su parte la especialización debilitará y deformará los lazos existentes entre la antropología física y la antropología cultural. Esperemos que al terminar este libro, el lector pueda juzgar si este futuro es deseable o no, al tiempo que prever las consecuencias resultantes de la nueva dirección impuesta a la antropología.

PUNTOS MAS RELEVANTES DEL CAPITULO 1

1. Las primeras investigaciones de la biología se centraron en la naturaleza de la vida.
2. La investigación sistemática empieza con la clasificación de las formas vivientes de Linneo.
3. Blumenbach clasifica las variedades del hombre.
4. Las primeras interpretaciones evolucionistas intentan explicar la variabilidad biológica.
5. La selección natural factor primordial del cambio evolutivo.
6. Mendel establece la teoría de la herencia de las partículas y las dos leyes básicas de la herencia.
7. Las mutaciones causa de la variabilidad genética.
8. La antropología física explica la variabilidad de la biología humana a partir de la genética y de la teoría de la evolución.
9. Hasta estos últimos tiempos el enfoque racial ha sido predominante en la historia de la antropología física.

Escaneado con CamScanner

2 El hombre y su linaje

INTRODUCCION

Las introducciones a la Antropología física suelen empezar generalmente con una sección titulada "el lugar del hombre en la Naturaleza" o "el hombre como miembro del reino animal", o bien, como aquí, "el hombre y su linaje", en la que suelen describirse los diversos conjuntos taxonómicos a los que el hombre pertenece. Este es, precisamente, el género de información contenida en el capítulo presente.

Si se pretende estudiar la evolución biológica del hombre y la variabilidad contemporánea, no debe olvidarse que el hombre es un animal y que sus parientes vivientes más próximos son los primates. Pero trataremos de presentar algo más que un simple argumento convincente de la pertenencia del hombre a unos conjuntos taxonómicos específicos. En efecto, intentaremos afrontar los problemas con los cuales topa de inmediato un estudiante de paleontología humana: reconocer material fósil que sea significativo; interpretar la importancia de un descubrimiento en relación con otros, y en algunas ocasiones, reconstituir el significado de la morfología y del cuadro ecológico en que vivía el animal recién descubierto. De ignorarse "el lugar del hombre en la naturaleza", no se podría ni siquiera reconocer la importancia de un descubrimiento fósil. En definitiva, para captar y apreciar la importancia de los descubrimientos fósiles, se requiere un conocimiento del alcance de la variabilidad entre los seres vivos. Antes de pasar a los problemas de la clasificación zoológica es preciso hacer una advertencia: la catalogación y discusión de los rasgos que distinguen una agrupación de otra producen el efecto de hacer creer que los grupos y sus atributos distintivos son fijos, inmutables y eternos. Debemos tener presente que los grupos y sus características fueron producidos por los procesos evolutivos, activos no solamente en algún momento del lejano pasado, sino todavía operantes en el presente, siendo de esperar que den paso a nuevas formas en el futuro. Es fácil olvidar el carácter dinámico, formativo y aglutinante del proceso evolutivo al examinar algunos de los minúsculos detalles resultantes.

Escaneado con CamScanner

CLASIFICACION ZOOLOGICA

El modo más conveniente de presentar y resumir la extensión total de la variabilidad entre los grupos animales vivientes y llegar a mostrar cómo encaja el hombre dentro del reino animal, es mediante el tradicional sistema de clasificación animal. La subdivisión de la zoología encargada de la aplicación de este sistema se conoce con el nombre de *zoología sistemática* o *taxonómica*. El bosquejo general y las normas que regulan la clasificación de los seres vivientes fueron establecidos por Linneo hace doscientos años. Tanto el sistema como la normativa de su formulación han cambiado notablemente desde la época de Linneo, pero el objeto es el mismo ahora que entonces: lograr una clasificación sistemática que refleje con precisión la verdadera distancia biológica entre dos o más grupos animales.

Al principio el problema puede parecer relativamente simple. Un especialista competente debería ser capaz de examinar un animal, observar sus rasgos y decidir qué lugar ha de ocupar en su clasificación, del mismo modo que un químico puede analizar un mineral y determinar sus componentes. Sin embargo, este procedimiento, aparentemente sencillo, entraña muchos tropiezos. Los animales son clasificados, más que nada, en función de grados de similitud aparente. Los hombres dan siempre preferencia a la visión. No hay razón, a priori, para preferir ésta a otra clasificación animal basada en similitudes o diferencias de tacto, olfato u oído. Pero los animales están clasificados, sobre todo, en base a similitudes y diferencias percibidas visualmente. El principio regulador fundamental en la clasificación zoológica puede ser definido así: cuanto más grande es el grado de semejanza, más estrecho es el grado de relación biológica. Simplicidad aparte, este es otro enunciado falaz, pues si bien algunas similitudes indican realmente una estrecha ascendencia común, y de ahí una estrecha relación biológica, otras son meramente superficiales. Las similitudes que indican estrechas relaciones biológicas son llamadas *homologías*. Las homologías pueden ser consideradas como similitudes estructurales de detalle cortadas sobre un patrón básico que probablemente caracterizó al antecesor común. Las similitudes superficiales que podrían inducir a pensar que dos formas están estrechamente vinculadas, cuando en realidad no lo están, se llaman *analogías*. Las alas del murciélago y las del escarabajo, semejantes funcionalmente, pero desiguales estructuralmente, son ejemplos de analogía; mientras que las alas del murciélago y los miembros delanteros y extremidades de los roedores, desiguales funcionalmente, pero estructuralmente semejantes, son homologías.

Por consiguiente, el problema de la definición de las relaciones entre animales no es tan sencillo como a primera vista podría parecer. Además de poder distinguir entre homologías y analogías, el clasificador debe también juzgar sobre la relativa importancia de los rasgos. Este problema no será discutido aquí con detalle ya que incumbe al especialista, pero puede ilus-

Escaneado con CamScanner

trarse con la siguiente pregunta: al clasificar un determinado animal ¿es el hecho de que tenga pezuñas más importante que el hecho de que tenga astas? La mayoría de las veces, el simple taxonomista no puede opinar en un problema de este tipo. Esta es una de las causas más comunes de desacuerdo entre clasificadores zoológicos.

Otro aspecto problemático en la clasificación animal es el de determinar en cuantos modos deben diferir dos grupos o ejemplares para que se les considere unidades diferentes (por ejemplo, especies) en la clasificación. Aún cuando se han hecho varios intentos para dirimir este problema mediante la normalización de los tratamientos, siguen interviniendo las preferencias personales de los zoólogos cualificadores. Esta inevitable ambigüedad hace que los clasificadores se dividen en dos grupos según que consideren importantes o no las escasas o ligeras diferencias entre los grupos comparados. Esto es más interesante de lo que parece para el antropólogo físico. El catálogo de formas fósiles erecto-bípedas (pertenecientes probablemente todas a la línea ancestral del hombre) incluye descubrimientos clasificados originalmente en más de una docena de géneros diferentes. Por añadidura, la situación se ve oscurecida en aquellos descubrimientos que llevan el nombre del lugar donde ocurrieron. No es difícil comprender, pues, que la clasificación del hombre y de sus antepasados haya sido un lío de mucho enredo.

El problema de la clasificación zoológica, que como hemos visto, no es, en absoluto, un tema simple desde el punto de vista metodológico, se complica más aún por el hecho de que las pruebas disponibles por el clasificador son a menudo toscas e incompletas. Esto es más grave en el caso de los animales fósiles; muy a menudo la única evidencia disponible se limita a pequeños fragmentos de huesos, o, en los casos extremos, a un solo diente.

Estas dificultades hacen que determinadas clasificaciones suelan ser erróneas y deban ser objeto de una más o menos constante revisión. Quizás la clasificación del futuro será más estable y menos sujeta a error gracias a la tendencia relativamente reciente en la taxonomia de utilizar más criterios que los simples atributos morfológicos como base de una clasificación. Estos nuevos criterios de clasificación han surgido de los estudios histológicos, bioquímicos y del comportamiento. Aplicados a los primates, tienden a confirmar la validez de la clasificación corriente. El hecho que estos criterios no hayan influido en las viejas clasificaciones puede ser debido a los problemas metodológicos que lleva consigo la interpretación del significado texonómico de los resultados, o simplemente al hecho que dichos estudios, al igual que aquellos que se basan en las características anatómicas, son fundamentalmente morfológicos, y por consiguiente reflejan el mismo tipo de relación. Una clasificación completa de las formas de vida comprende la utilización de hasta 21 niveles de jerarquía taxonómica, de los cuales solamente siete son de uso corriente, a saber:

Escaneado con CamScanner

Reino
Filum
Clase
Orden
Familia
Género
Especie

EL LUGAR DEL HOMBRE EN LA NATURALEZA

Al antropólogo físico le interesa conocer no solamente la categoría a la cual pertenece el hombre en cada nivel taxonómico, sino también su grado de asociación con las otras categorías, particularmente en aquellos niveles que incluyen a sus parientes más cercanos. A continuación estudiaremos el orden de los primates y sus subdivisiones con cierto detalle mientras que los niveles taxonómicos más elevados se tratarán muy ligeramente, lo que nos permitirá determinar con cierta precisión el lugar que ocupa el hombre en la Naturaleza.

Reino animal

A la simple dicotomía que representa la división de los seres vivientes en dos categorías: animales y plantas, los biólogos oponen dos objeciones de talla: 1) muchos organismos vivientes poseen características que no los cualifican para encajar claramente dentro del reino animal o del vegetal (por ejemplo, los protozoarios y las bacterias), y 2) muchos organismos poseen simultáneamente atributos animales y vegetales característicos. La insatisfacción producida por estas dificultades ha dado lugar a un cierto número de propuestas de cambios a nivel del reino, pero para los fines aquí perseguidos, la división usual de la vida en animales y plantas será suficiente. Dentro del reino animal existe una amplísima variación, y por tanto es difícil hacer hincapié en los numerosos rasgos distintivos comunes; pero existen características estructurales y funcionales que distinguen a los animales de las plantas: en general los animales están capacitados para la locomoción, y las plantas practican la fotosíntesis. (La fotosíntesis es el proceso por el cual la energía solar se convierte en energía de vida.) No obstante, hay excepciones que ponen en evidencia al clasificador. Unos cuantos organisos de tipo animal son fotosintésicos y algunos organismos de tipo vegetal se desplazan ¡Incluso algunas plantas carecen de la capacidad de fotosíntesis!

Si lo que nos proponemos es una clasificación bien ordenada, entonces las "excepciones" son fastidiosas. Si tal no es el caso, entonces puede que tengan valor informativo y que sean utilizables en las discusiones que surgen de vez en cuando sobre el número de veces que se ha producido el origen de la vida en el último capítulo toparemos con una discusión parecida sobre el origen

Escaneado con CamScanner

de las razas). La vida surgió una sola vez; es el punto de vista monofiléctico, o más de una vez, punto de vista polifiléctico. Las "excepciones" a nivel de reino son excepcionales a causa del solapamiento de las variedades sobre las categorías establecidas. Solapamiento que apunta hacia el punto de vista monofiléctico y no hacia el polifiléctico, como podría suponerse en una primera apreciación del problema.

Filum: cordados

A los animales que comparten alguna semejanza fundamental en la disposición de su estructura corporal se les considera miembros del mismo filum. Los insectos y arácnidos, por ejemplo, estan agrupados en el filum de los artrópodos; las almejas y ostras, así como numerosos otros crustáceos, están en el de los moluscos. El hombre pertenece al de los cordados.

Este filum incluye un grupo estraordinariamente diverso de animales, todos los cuales tienen, al menos en algún momento durante su ciclo de vida, hendiduras branquiales y una estructura tubular elástica llamada notocordio (Figura 2-1), ubicada a lo largo de la espalda o de la superficie dorsal. El notocordio es el rasgo común de todos los miembros del filum, y en algunos de ellos un rasgo permanente. En el subfilum de los vertebrados el notocordio aparece durante la fase embrionaria y se ve finalmente reemplazado por una columna vertebral, que es una secuencia lineal de segmentos más compleja conteniendo una médula espinal.

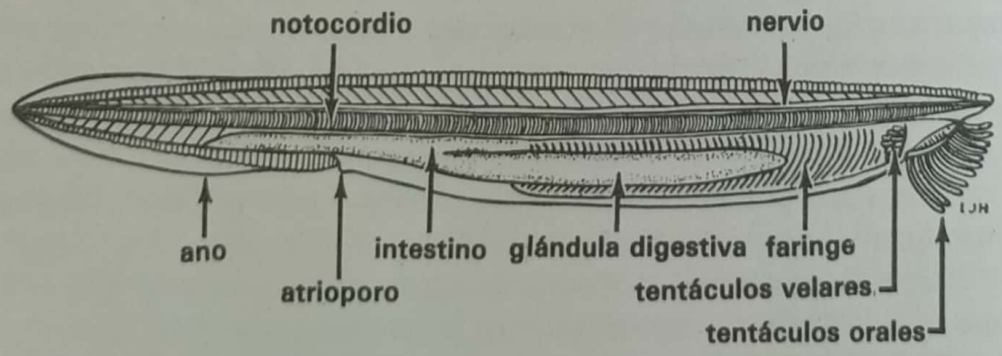


Figura 2-1. Disección de *Amphioxus* mostrando posición del notocordio.

Clase: Mamíferos

Hay ocho clases de vertebrados: 1) los primitivos "peces" sin mandíbulas (Agnatha), 2) los primitivos peces blindados (Placodermi), 3) los tiburones y sus parientes (Chondrichthyes), 4) los peces óseos (Osteichyes), 5) los anfibios (Amphybia), 6) los reptiles (Reptilia), 7) los pájaros (Aves), y 8) la clase a la que pertenece el hombre, los mamíferos (Mammalia). Los mamíferos ocupan

Escaneado con CamScanner

muchos tipos de ambientes. Los hay que pasan gran parte de su vida bajo tierra, algunos vuelan, otros viven en el mar; pero la inmensa mayoría vive sobre tierra, estando distribuidos prácticamente sobre toda su superficie. Como puede esperarse de esta diversidad de ambientes, los mamíferos cuentan con una inmensa variedad, si bien comparten varias características de orden adaptivo.

Básicamente, los mamíferos constituyen una clase de cordados en virtud de características compartidas en la reproducción y el cuidado de los peque-

Tabla 2-1 * Los 32 órdenes en la clase Mammalia

	FAMILIAS			GENEROS		
ORDENES	EXTINTAS	VIVIENTES	TOTAL	EXTINTOS	VIVIENTES	TOTAL
Monotremata	0	2	2	0	3	3
Multituberculata	5	0	5	35	0	35
Triconodonta	1	0	1	8	0	8
Pantotheria	4	0	4	22	0	22
Symmetrodonta	2	0	2	5	0	5
Marsupialia	5	8	13	81	57	138
Insectivora	12	8	20	88	71	159
Dermoptera	1	1	2	2	1	3
Chiroptera	2	17	19	16	118	134
Primates	7	11	18	99	59	158
Tillodontia	1	0	1	4	0	4
Taeniodonta	1	0	1	7	0	7
Edentata	7	3	10	113	19	132
Pholidota	0	1	1	3	1	4
Lagomorpha	1	2	3	23	10	33
Rodentia	10	30	40	275	344	619
Cetacea	9	9	18	137	35	172
Carnivora	6	9	15	261	114	375
Condylarthra	6	0	6	42	0	42
Litopterna	2	0	2	41	0	41
Notounculata	14	0	14	105	0	105
Astrapotheria	2	0	2	9	0	9
Tubulidentata	0	1	1	1	1	2
Pantodonta	3	0	3	9	0	9
Dinocerata	1	0	1	8	0	8
Pyrotheria	1	0	1	6	0	6
Proboscidea	5	1	6	22	2	24
Embrithopoda	1	0	1	1	0	1
Hyracoidea	2	1	3	10	3	13
Sirenia	3	2	5	14	2	16
Perissodactyla	9	3	12	152	6	158
Artiodactyla	16	9	25	333	86	419
Total	139	118	257	1932	932	2864
Porcentaje	54%	46%		67%	33%	

* En Simpson "Formal Classification of Mammalia", *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85 (1945): 35. Cortesía del American Museum of Natural History.

Escaneado con CamScanner

ños. Todos los mamíferos son concebidos dentro del útero de la madre, y después de nacidos, son alimentados mediante glándulas mamarias. Entre los mamíferos actuales existen tres variantes básicas con respecto a este proceso: 1) los prototerios (como el ornitorrinco de Australia) ponen huevos, pero alimentan sus recién nacidos por medio de glándulas mamarias; 2) los metaterios (como el canguro y el opóssum) alumbran a sus vástagos en un estado de inmadurez y el desarrollo se completa en el seno de una bolsa ventral o marsupio, y 3) en el grupo más común y al cual nosotros pertenecemos, los euterios, las madres llevan sus vástagos dentro del útero hasta que han alcanzado un avanzado estado de desarrollo. Ello es posible gracias a la placenta que conecta el embrión a la pared del útero y permite que sustancias nutritivas y oxígeno lleguen a la prole, asegurando de igual manera la eliminación del desperdicio. Los mamíferos se distinguen de otras maneras. Por ejemplo, tienen pelo, son de sangre caliente, tienen cerebros relativamente grandes, y despliegan una cantidad de características en su esqueleto, que por comparación con los demás vertebrados, se presentan como simplificaciones más eficientes.

Los mamíferos poseen innegablemente una gama de rasgos de adaptación de una importancia enorme. Las crías se desarrollan durante un período de vida relativamente largo dentro del ambiente sumamente protegido del útero de la madre, y, al nacer, han alcanzado ya un avanzado grado de desarrollo; pero aún así, continúan siendo protegidos y amamantados por la madre hasta el momento en que podrán enfrentarse solos con las exigencias de la lucha por la supervivencia: la obtención de alimentos, el ataque y la defensa. A estos atributos, junto con los antes mencionados y otros muchos, se debe la sustitución de los reptiles por los mamíferos como vertebrados dominantes a partir de hace aproximadamente cien millones de años, que todavía continúa. El factor de dominio viene determinado principalmente por dos medidas: 1) el grado de influencia sobre otras formas de vida, y 2) la extensión de las diferentes zonas ambientales ocupadas.

Hasta aquí nos hemos centrado en características generales comunes a todos los mamíferos y en sus ventajas para la supervivencia de la clase. En un contexto más específico, puede considerarse que algunas de ellas han determinado la supervivencia del hombre y de su cultura. El período de cuidados postnatales, particularmente largo en el hombre, facilita la transmisión de la cultura entre generaciones al liberar a los pequeños de las rigurosas exigencias de la supervivencia durante el período de vida más apto para aprender. Este período de adquisición de cultura es esencial no solamente para la continuidad de la cultura, sino también para el desarrollo y el progreso de la clase como tal.

Es virtualmente imposible especificar las consecuencias culturales del hecho que el hombre sea mamífero. No obstante se puede apreciar la importancia de esta herencia formulando las preguntas clave siguientes: ¿Sería la

Escaneado con CamScanner

cultura diferente si el hombre fuera un animal de sangre fría? ¿O si sus crías se incubaran en huevos? ¿O si los mecanismos de su fertilización dependieran del viento, de los pájaros y de los insectos? Desde luego la respuesta es un *sí* rotundo. Por estas razones y a pesar de que sea imposible conocer con exactitud cómo podrían los factores mencionados modificar la cultura en sus detalles, se tiene que reconocer que la condición de mamíferos ha sido un requisito previo para que la cultura del hombre sea tal como la conocemos.

La aparición de los mamíferos en la escena evolutiva es relativamente reciente: unos doscientos millones de años. Al principio eran pequeños y pasaban desapercibidos al lado de los magníficos dinosaurios que poblaban la tierra. Pero se formaron montañas, introduciendo cambios radicales en la topografía terrestre; las zonas húmedas y pantanosas, con amplias reservas de alimentos, comenzaron a secarse. A los reptiles, especialmente los más grandes, cada vez les fue más difícil sobrevivir y sus dominios se redujeron hasta quedar predestinados a extinguirse. De hecho los primeros mamíferos activaron el proceso de extinción de los reptiles al alimentarse con sus huevos.

La extinción masiva de los reptiles dejó tras ella amplias posibilidades de evolución que los mamíferos comenzaron a aprovechar y cuyo resultado fue una rápida diversificación de la clase, tal como se refleja en la multiplicidad de órdenes. Simpson (1945) clasificó a los mamíferos en treinta y dos órdenes de los cuales diez y ocho todavía tienen representantes hoy día. La tabla 2-1 cataloga los treinta y dos órdenes, indicando para cada uno de ellos el número de familias extintas, el de familias vivientes y los géneros conocidos. Se puede observar que las familias actuales igualan aproximadamente en número a las extintas, y que hay más del doble de géneros extintos conocidos que de géneros vivientes. Estos datos indican claramente que los mamíferos han experimentado una gran extensión, proliferación y diversificación. Un producto de esta explosión evolutiva es el orden de los primates, la subdivisión de los mamíferos a la cual pertenece el hombre.

Orden: Primates

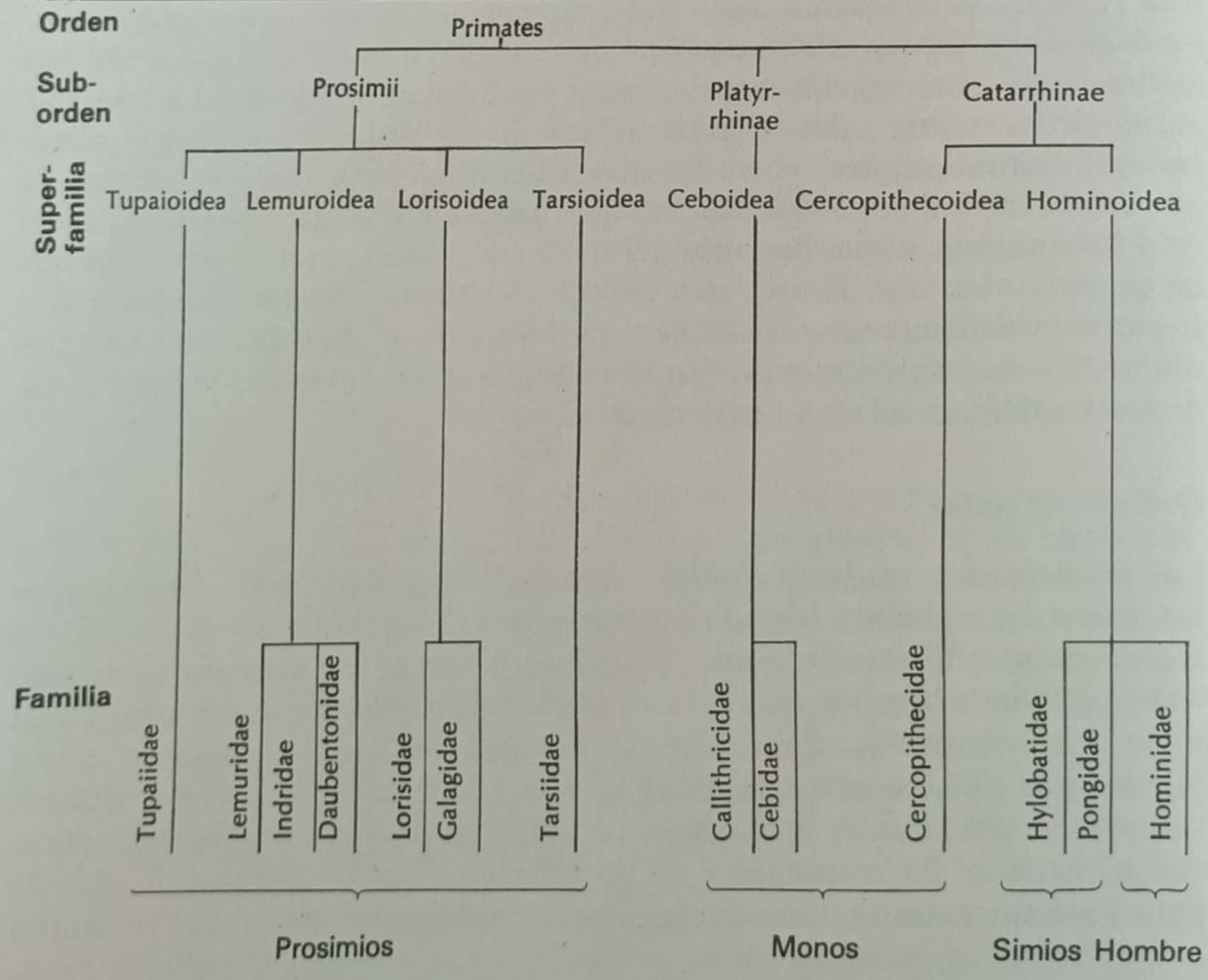
Los primates son un buen ejemplo de mamíferos generalizados y constituyen un grupo de variada y lograda evolución. A primera vista la mayoría de sus representantes distan de poseer el dudoso honor de un estrecho parentesco con el hombre; muchos de ellos son pequeños, nocturnos, insectívoros y casi todos son arborícolas. Pero si se les examina de cerca, se observan rasgos indicadores de una clara afinidad con el hombre. En su comportamiento vemos que son vivaces, juguetones, curiosos, fuertemente dependientes de la visión, capaces de mantenerse en posición erguida o semi-erguida, hábiles para usar sus manos en manipular objetos, organizados en grupos territorialmente definidos, y capaces, aparentemente, de sostener algún grado de comunicación entre ellos. También en sus rasgos estructurales se observan simili-

Escaneado con CamScanner

tudes humanas: visión estereoscópica, cerebros voluminosos y complejos, extremidades alargadas con cinco dedos, pulgares y dedos gordos de los pies que pueden oponerse a los demás dedos, uñas en lugar de garras. Ninguno de esos rasgos permite, sin embargo, determinar de qué manera los primates llegaron a formar un grupo distintivo ni la forma en que el hombre comparte dichos rasgos con los demás miembros del grupo.

Los primates comparten muchos rasgos en común sin que en ninguno de ellos se observe tendencia a la especialización, excepto posiblemente en el tamaño del cerebro y la inteligencia (aunque esto parece ser más bien una especialización particular del hombre y sus antecesores que de los primates en general). La mayoría de esos rasgos derivan de uno de los dos factores siguientes: 1) la retención de características primitivas generalizadas en los vertebrados o mamíferos, y 2) el desarrollo de una adaptación arborícola. Las características derivadas del primer factor son comunes pero no distintivas en los primates; por ejemplo, la diferenciación estructural de las manos y de los

Tabla 2-2 Clasificación de los primates modernos



Escaneado con CamScanner

pies en cinco dedos no es de hecho un rasgo primate en el sentido de que fue desarrollado por ellos o de que sea de su exclusividad, sino que es más bien un rasgo "vertebrado" mucho más antiguo que el orden de los primates, pero que ha sido retenido en dicho grupo. En cambio, la preeminencia de la visión y en particular de la visión estereoscópica y de los colores es un rasgo inherente a la evolución de los primates y en relación directa con las exigencias de la adaptación arborícola. Las consecuencias de una visión deficiente en medio arbóreo son evidentes: caídas más o menos fatales, exposición directa a numerosos depredadores. *

El grupo de los primates puede ser esquemáticamente definido como un grupo generalizado, arbóreo y astuto que se distribuye ampliamente por las regiones tropicales del Viejo y del Nuevo Mundo. El órden se subdivide en tres subórdenes (Tabla 2-2): los prosimios, los platirrinos y los catarrinos.

PROSIMIOS Los prosimios son los primates más antiguos y por tanto son los descendientes vivientes del primer experimento evolutivo primate, a saber, la adaptación a la vida arborícola. Las consecuencias de esta adaptación, visibles en todos ellos, contribuyen a cierto grado de unificación biológica. Es difícil, no obstante, apuntar características morfológicas específicas comunes que justifiquen la creación del suborden. Además, los prosimios actuales nos dan una visión incompleta de la fase temprana de la evolución primate puesto que el suborden solamente incluye descendientes de los grupos que lograron sobrevivir, con exclusión de los descendientes de los antecesores más avanzados que evolucionaron hacia formas primates superiores.

Los prosimios se dividen en cuatro grandes tipos o superfamilias: *Tupaiodea* o musarañas, *Lemuroidea* o lémures, *Lorisoidea* o lorísidios y *Tarsioidea* o tarsios.

Las musarañas del Sudeste asiático presentan un aspecto intermedio entre los primates más característicos y los insectívoros, siendo por tal razón que los taxonomistas zoólogos discrepan en su clasificación. Son arborícolas y, a primera vista, hacen pensar a las ardillas, pero un exámen más minucioso permite observar muchos rasgos distintivos. Al igual que los primates y en contraste con los insectívoros tienen ojos grandes y las zonas del cerebro correspondientes a la visión muy desarrolladas, mientras que las correspondientes al olfato no lo son tanto. Los dedos de las manos y pies, sumamente ágiles, pueden ser utilizados para agarrar. Su dieta es predominantemente insectívora, pero también comen frutas, semillas, pequeños mamíferos, y en el caso de estar confinados juntos, pueden devorarse unos a otros. Difieren de los demás primates por las siguientes características: todos sus dedos terminan en garras, tienen tres incisivos en cada hemiserie de la mandíbula

* Vale la pena mencionar un punto que no siempre ha sido tomado en cuenta: simios y monos se caen de los árboles, y lo que es más, esto les sucede muy a menudo. Tendemos a creer que el hombre es el único animal imperfecto y que errar es humano y sólo humano. Los animales erran igualmente, y cuando ello les ocurre, las consecuencias son, las más de las veces, fatales.

Escaneado con CamScanner

Figura 2-2. Musaraña arborícola (*Tupaia*). (Cortesía Zoological Society of San Diego.)

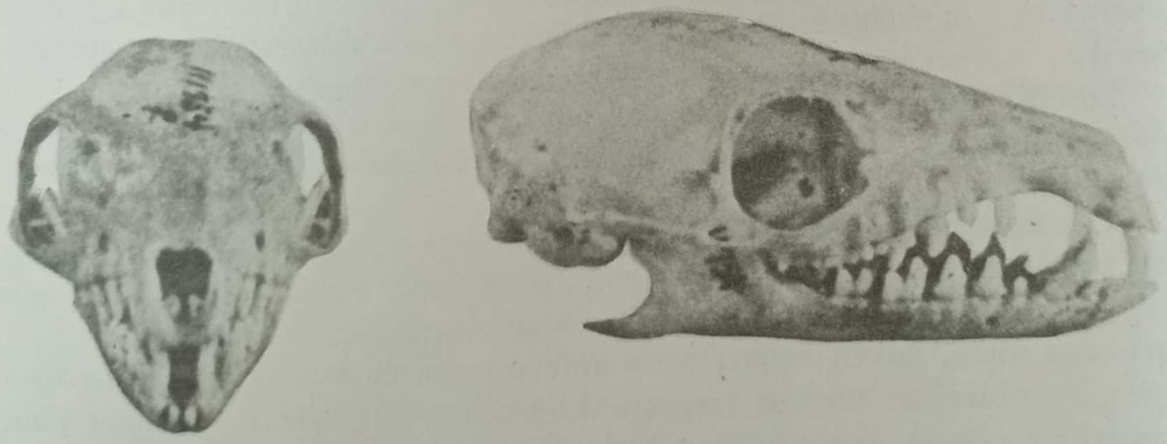


Figura 2-3. Vista frontal y lateral de un cráneo de musaraña arborícola hembra (*Tupaia nicobarica surda*). (Cortesía Smithsonian Institution.)

inferior y dos en las de la mandíbula superior, carecen de visión estereoscópica; suelen tener partos múltiples y presentan varios pares de mamas.

Los miembros de una subfamilia, los Tupainae, son generalmente diurnos; los de otra, los Ptilocercinae, nocturnos. Estos últimos tienen colas peladas excepto por un mechón de pelo en la misma punta. Ambas subfamilias son arborícolas aunque los miembros de todas sus especies pasan gran parte de su vida en el suelo o en su proximidad. Viven en parejas o pequeños grupos y construyen nidos para dormir.

Escaneado con CamScanner

Figura 2-4. Lémur pardo (*Lemur fulvus*) de la familia Lemuridae. (Cortesía Oregon Regional Primate Research Center, fotografía F.S. Shininger.)

Figura 2-5. Lémur de cola anular (*Lemur catta*). (Cortesía Oregon Regional Primate Research Center, fotografía F.S. Shininger.)

En resumen, las musarañas despliegan el más insólito surtido de rasgos, algunos de ellos compartidos con los primates, otros con los insectívoros, y otros que no se dan en ninguno de los dos órdenes, siendo por estas mismas razones de gran interés para el primatólogo. Existen muy buenas razones para creer que los primates evolucionaron a partir de antecesores insectívoros y por eso la musaraña proporciona información indirecta muy importante sobre las clases de animales que constituyeron el eslabón evolutivo entre ambos órdenes.

Los lémures están confinados en Madagascar y las islas Comores y comprenden tres familias, Lemuridae, Indridae y Daubentonidae. Los Lemuridae, mencionados a veces como los "verdaderos lémures" son una combinación de características comunes en el orden y de adaptaciones especializadas raramente halladas en otros primates. Entre los rasgos primates usuales están las uñas (excepto el segundo dedo de cada pie que tiene una garra), pulgares y dedos gordos de los pies oponibles, ojos enormes y fuerte supeditación a la visión. Las hembras suelen tener una sola cría a la vez.

La especialización más curiosa hallada entre los lemuroideos es el letargo estival de los Cheirogaleinae durante el cual los miembros de esta subfamilia pueden sobrevivir gracias a la acumulación de grasa situada cerca de la base del rabo del animal. La mayoría de especies lemuroideas son nocturnas y todas ellas son arborícolas, y primordialmente vegetarianas aunque también comen insectos y pájaros pequeños. Viven en grupos reducidos que se consi-

Escaneado con CamScanner

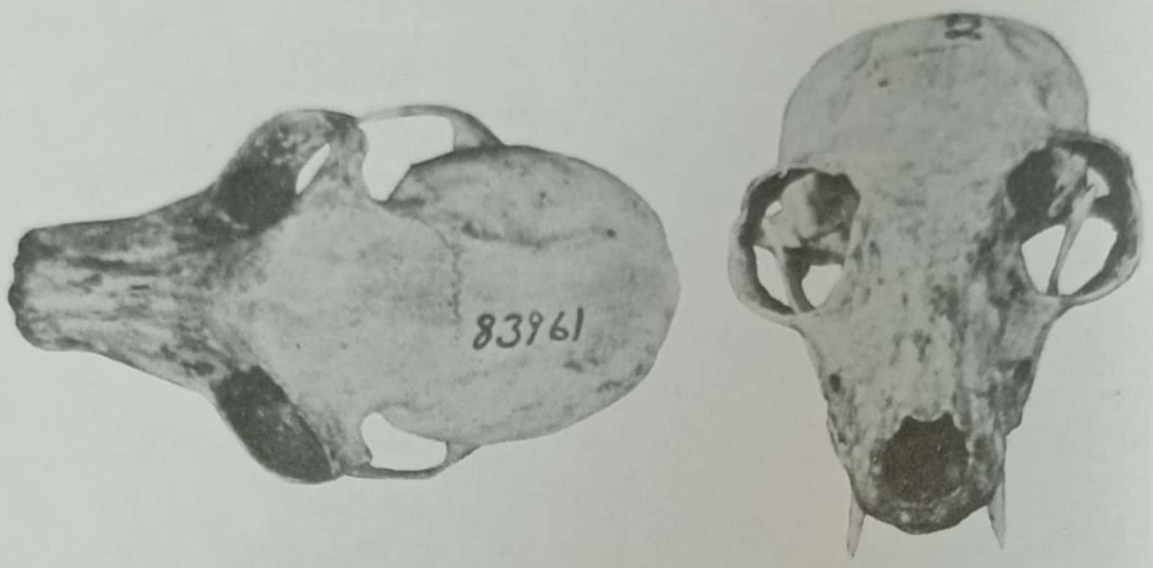


Figura 2-6. Vista superior y frontal de un cráneo de lémur (*Lemur ruffifrons*). (Cortesía Smithsonian Institution.)

dera están socialmente organizados, pero se ignora la estructura y el funcionamiento de dicha organización. Son "territoriales" en el sentido de que los grupos conocen los límites de sus propios territorios (aparentemente delimitados por medio de las glándulas odoríferas) que defienden contra los intrusos.

Los Indridae despliegan los mismos rasgos primates generalizados que los Lemuridae. Sus características más distintivas son: 1) los cuatro dedos están unidos por una membrana, excepto el gran pulgar opuesto, y 2) tienen dos incisivos en cada hemiserie de la mandíbula superior y solamente uno en cada hemiserie de la inferior.

Los Daubentonidae presentan bastantes rasgos especializados por comparación no solamente con otras familias de la superfamilia Lemuroidea, sino también con cualquier otro grupo primate. Son comúnmente llamados Aye-Ayes y sus características más distintivas comprenden: 1) incisivos largos, curvados y cortantes que funcionan como los incisivos de los roedores, y 2) todos los dedos de las manos y pies tienen garras excepto el dedo gordo de los pies. Existe solamente un género y todos sus miembros son nocturnos y arborícolas, y viven a menudo en parejas.

Los lorisoideos están más ampliamente distribuidos que los lemuroideos. Viven en el Africa del Sur y del Oeste, en el Sureste asiático y en Malasia. Los lorisoideos comparten esencialmente las características generales de primate de los lemuroideos. Son animales pequeños de lentos movimientos, con ojos enormes y poseen una larga garra en el segundo dedo del pie que utilizan para socavar y extraer larvas incrustadas en la corteza de los árboles.

Los Galagidae (conocidos también como *bush-babies*) se diferencian de la adaptación lorisoidea al poseer pies con una estructura especializada que

Escaneado con CamScanner

Figura 2-7. Potto (*Perodicticus potto*) de la familia Lorisidae. (Cortesía Oregon Regional Primate Research Center, fotografía F.S. Shininger.)

Figura 2-8. Vista frontal y lateral de un cráneo de lorisoideo *(Nycticebus coucang)*. (Cortesía Smithsonian Institution.)

comprende un alargamiento de los huesos del talón y del tobillo que les permite desplazarse por saltos, de árbol en árbol, al modo de los tarsios.

La superfamilia de los tarsioideos o tarsios está representada entre los primates vivientes solamente por un género cuyos individuos muestran varias especializaciones peculiares, la mayoría de las cuales se relacionan con el modo de locomoción a saltos que comparten con los Galagidae. Los tarsios tienen los huesos del talón y del tobillo alargados y poseen además pequeñas yemas succionantes en las plantas de los pies. Los tarsios cuentan con un aparato visual muy desarrollado que no solamente incluye grandes ojos, sino una mayor zona de visión en el cerebro y una órbita ósea que aloja casi toda la parte posterior del ojo (como en los primates más elevados). Esta visión más desarrollada va acompañada de una reducción del centro cerebral que controla el sentido del olfato.

Los tarsios tienen su hábitat natural en las islas Filipinas, Borneo y las Célebes. Todos ellos son de talla pequeña, arborícolas y nocturnos. Todos tienen grandes ojos y pueden imprimir a su cabeza una rotación de 180 gra-

Escaneado con CamScanner

Figura 2-9. Galago o "bush baby" (*Galago senegalensis*) de la familia Galagidae. (Cortesía Oregon Regional Primate Research Center, fotografía F.S. Shininger.)

Figura 2-10. Tarsio de Filipinas (*Tarsius syrichta*) de la familia Tarsiidae. (Cortesía Oregon Regional Primate Research Center, fotografía F.S. Shininger.)

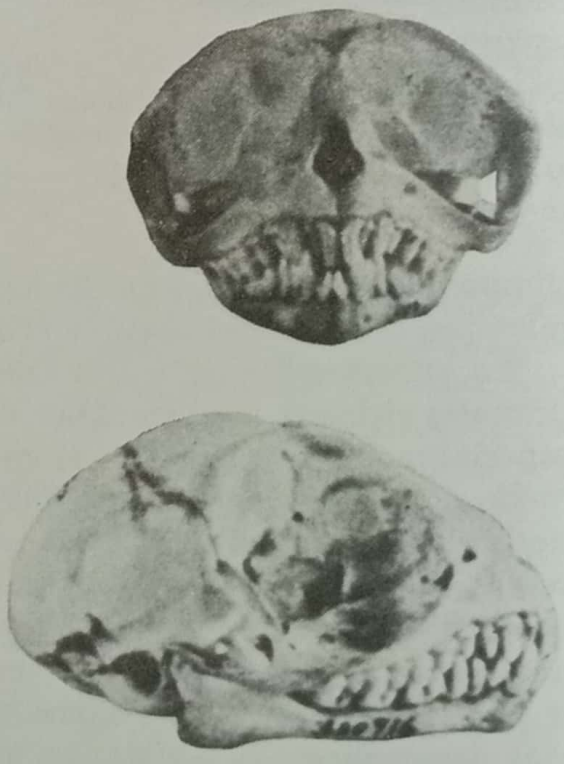


Figura 2-11. Vista frontal y lateral de un cráneo de tarsio macho (*Tarsius bancanna*). (Cortesía Smithsonian Institution.)

Escaneado con CamScanner

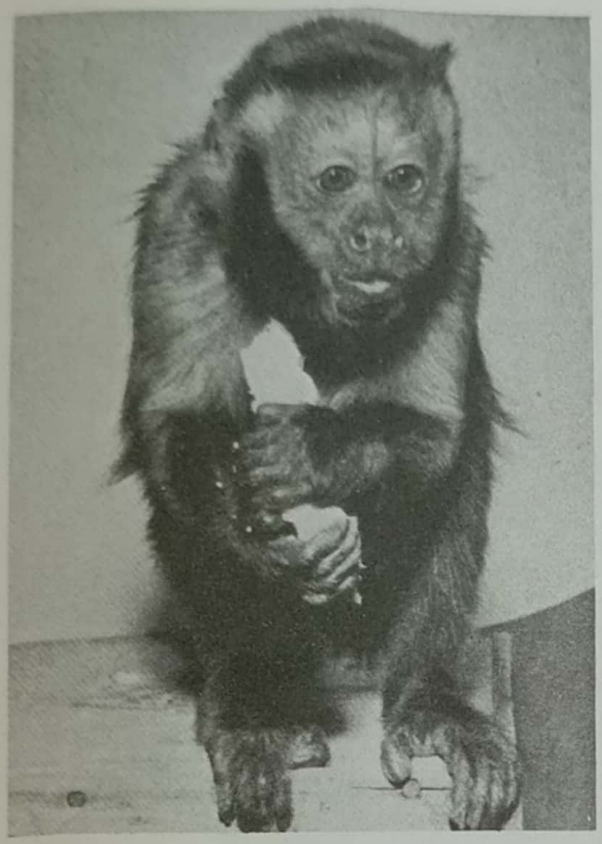


Figura 2-12. Carita blanca (*Cebus capucinus*) de la familia Cebidae. (Cortesía Zoological Society of San Diego.)

Figura 2-13. Vista frontal y superior de un cráneo de capuchino hembra (*Cebus albifrons*). (Cortesía Smithsonian Institution.)

dos, particularidad ésa que junto con la capacidad de dar saltos de hasta seis pies, de rama en rama, hace muy entretenida la observación de estos animalitos en su estado natural. Poco más se conoce sobre su comportamiento pues no resisten bien la cautividad y sus hábitats son poco accesibles.

PLATIRRINOS. Los platirrinos comprenden una superfamilia y dos familias de monos de América Central y del Sur. No existen diferencias cualitativas substanciales entre los platirrinos y los prosimios, pero hay varias diferencias de grado, que tomadas en conjunto, sirven para distinguirlos claramente. Los monos del Nuevo Mundo parecen que presentan las consecuencias morfológicas de una temprana adaptación arborícola más plenamente desarrollada que los prosimios. Como ya se ha dicho, los prosimios vivientes no incluyen representantes de sus antecesores más avanzados los cuales sí se hallan entre los monos vivientes. Los platirrinos difieren de los prosimios en que son generalmente más grandes, más inteligentes y tienen una visión más desarrollada. Todos los monos del Nuevo Mundo son arborícolas y poseen una mayor destreza que los prosimios en la utilización de sus manos y pies para agarrar y manipular objetos. En otras palabras, los platirrinos son más representativos de la "típica" gama primate que los prosimios.

Escaneado con CamScanner

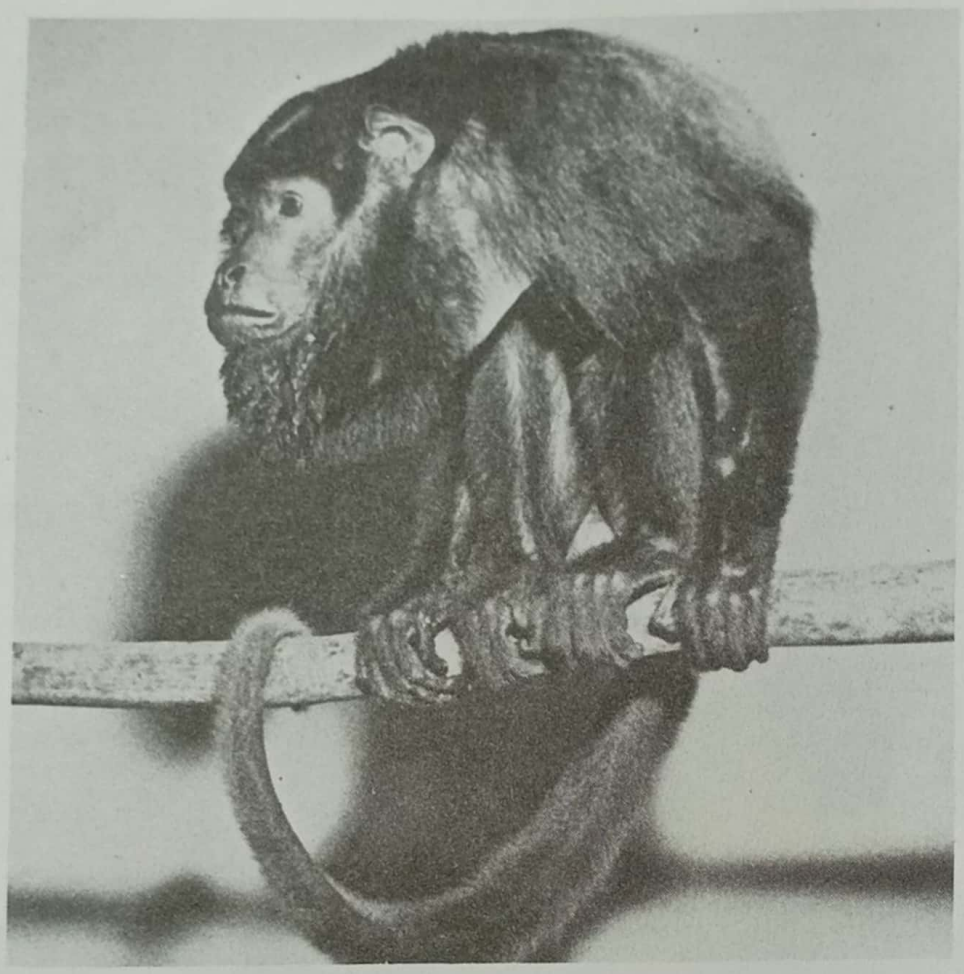


Figura 2-14. Mono chillón (*Alouatta seniculus*) de la familia Cebidae. (Cortesía Zoological Society of San Diego.)

La familia Cebidae incluye animales que presentan una gran variedad de caracteres de adaptación. Algunos son braquiadores, es decir, se impulsan por los árboles de rama en rama agarrándose a ellas con las manos y balanceando el cuerpo para darle el ímpetu necesario para el avance. La locomoción braquial es también característica de los Hylobatidae y Pongidae, familias ambas de los catarrinos. Algunos Cebidae tienen cola prensil, que utilizan para agarrarse y balancearse.

Todas las especies de Cebidae, menos una, son diurnas y todas tienen los dedos gordos del pie oponibles a los demás dedos y los pulgares de las manos o bien imperfectamente oponibles o totalmente desprovistos de función determinada.

A la familia de los Callithricidae pertenecen los titís y tamarinos que son los platirrinos más anormales. Todos los dedos tienen garras en lugar de uñas, excepto el dedo gordo del pie, y las hembras tienen generalmente dos o tres crías en cada parto. Son de pequeño tamaño, diurnos y se alimentan

Escaneado con CamScanner

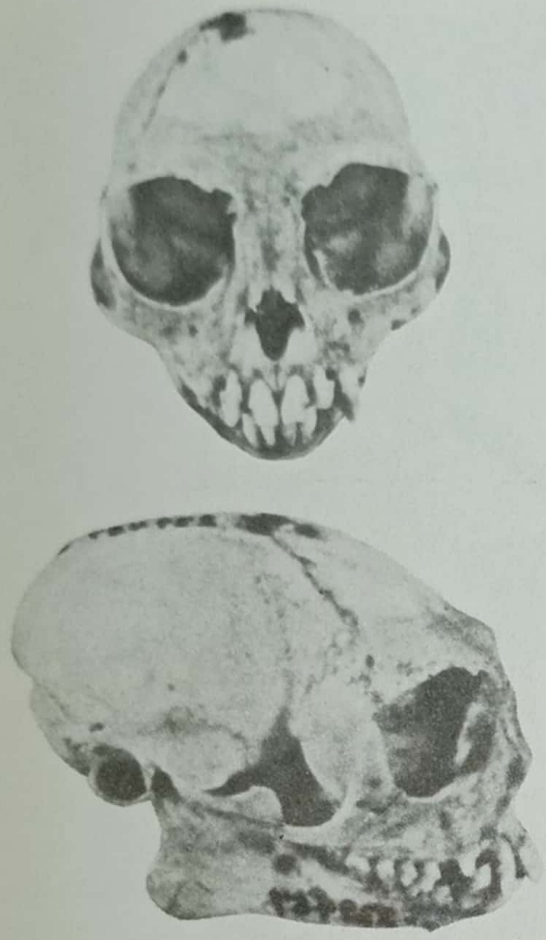


Figura 2-15. Vista frontal y lateral de un cráneo de titi plateado (*Mico argentata*) macho de la familia Callithricidae. (Cortesía Smithsonian Institution.)

Figura 2-16. Pinchí de Panama (*Leontocebus spixi*) de la familia Callithricidae. (Cortesía Zoological Society of San Diego.)

principalmente de insectos y fruta. Es imposible saber si los rasgos poco comunes hallados entre los Callithricidae son primitivos o especializados. (Los rasgos son primitivos si representan retención de antiguas adaptaciones en líneas más avanzadas; son especializados cuando son recientes y representan reacciones específicas a un problema de adaptación dentro de una línea filogenética.)

LOS CATARRINOS (Catarrhinae) están subdivididos en dos superfamilias: los cercopitecóideos (Cercopithecoidea) o monos del Viejo Mundo y los homínidos (Hominoidea) que engloban a los simios y al hombre. De esto resulta que los catarrinos presentan más diversidad que los platirrinos. Al estudiar las formas del Viejo Mundo será mas conveniente comparar los platirrinos con los cercopitecóideos, antes que con los catarrinos en general, de modo que la comparación se haga entre los monos del Nuevo y los del Viejo Mundo más que entre los monos del Nuevo Mundo por un lado, y los monos, los simios y el hombre del Viejo Mundo por el otro. La superfamilia de los cercopitecói-

Escaneado con CamScanner

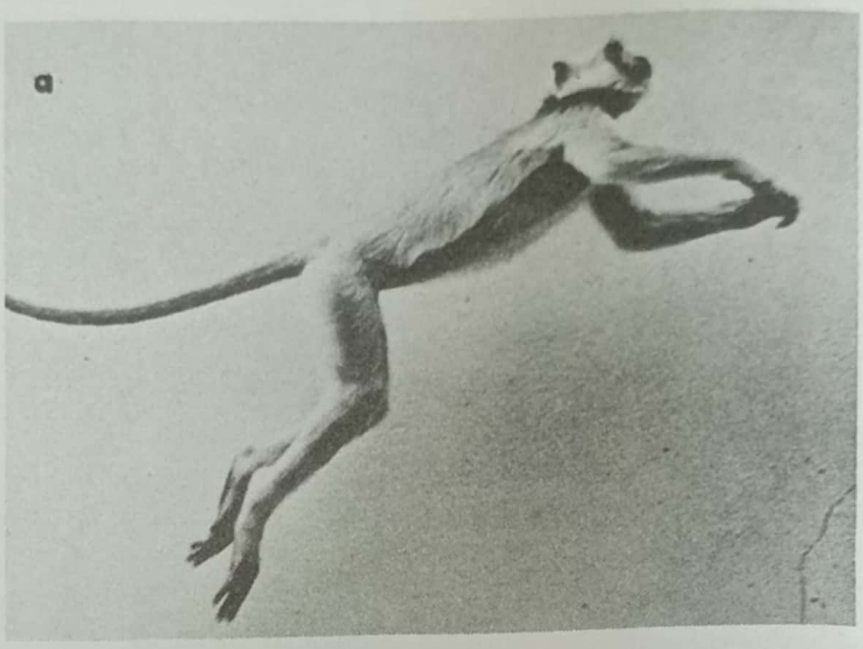
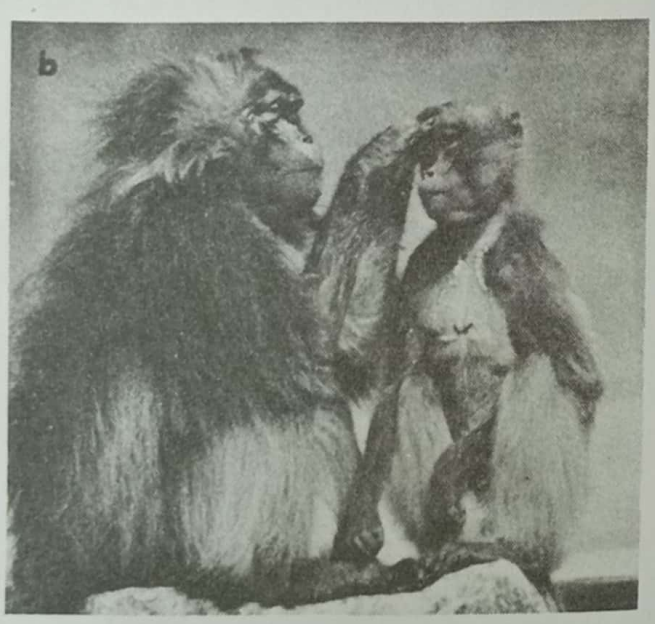
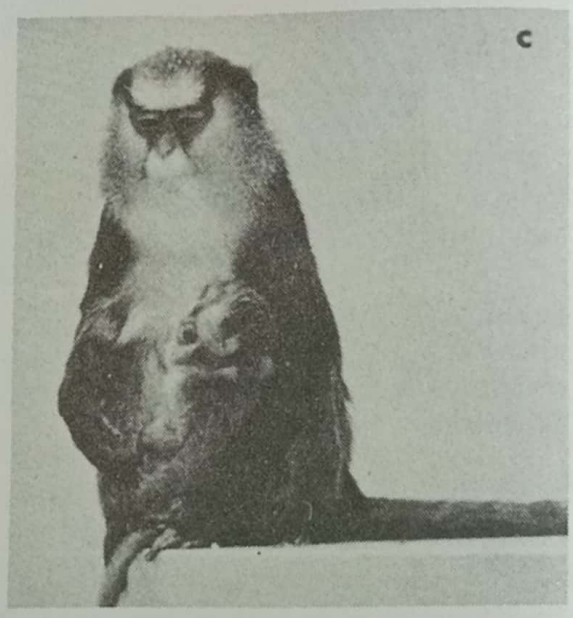


Figura 2-17. Monos del Viejo Mundo: a) langur; b) babuino; c) mona guenon. (Cortesía Zoological Society of San Diego.)





deos puede considerarse que difiere de los prosimios de la misma forma general que los platirrinos. Por supuesto, entrando en detalles, los platirrinos difieren en muchos aspectos de los cercopitecóideos. Los platirrinos tienen colas prensiles; los cercopitecóideos tienen colas pero no son prensiles. Los monos del Nuevo Mundo tienen tres premolares, mientras que los del Viejo Mundo tienen dos. Algunas formas del Nuevo Mundo son braquiadoras; ningún cercopitecóideo lo es. Los monos del Viejo Mundo utilizan sus cuatro extremidades para desplazarse de un sitio a otro. Los monos del Viejo Mundo son capaces de oponer sus pulgares y dedos gordos del pie con fuerza y eficiencia; en los platirrinos la oposición de los pulgares es menos eficiente que la de los dedos gordos de los pies. Finalmente los monos del Viejo Mun-

Escaneado con CamScanner

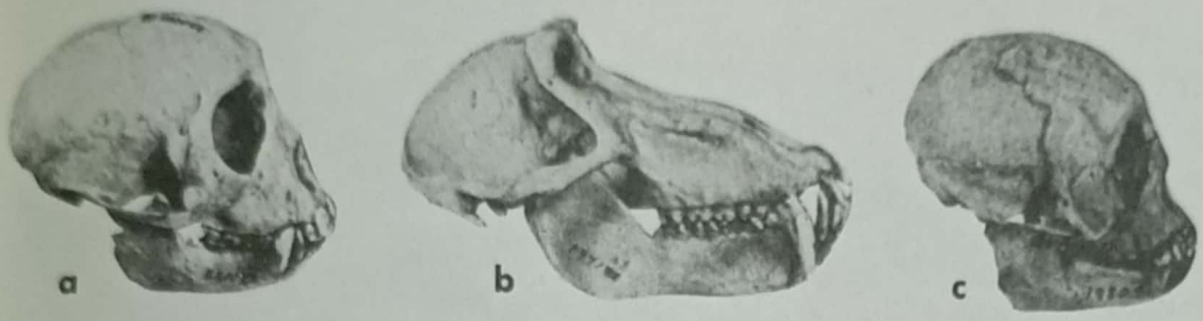


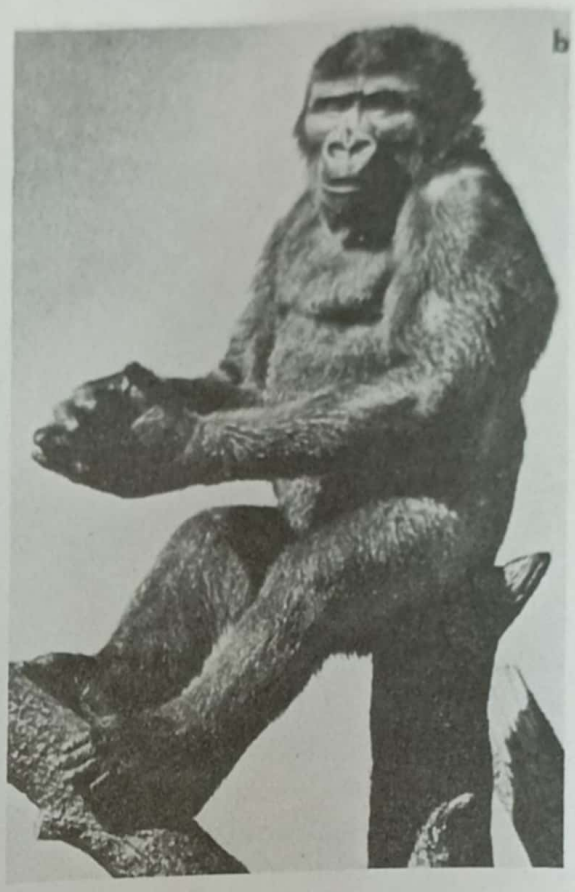
Figura 2-18. Cráneos de tres monos del Viejo Mundo: a) mona guenon (*Cercopithecus mona*); b) babuino (*Papio comatus*). Ambos son miembros de la subfamilia Cercopithecinae; c) langur (*Presbytis rubicundes*) de la subfamilia Colobinae. (Cortesía Smithsonian Institution.)

do presentan en las nalgas zonas callosas características que son conocidas como callosidades isquiátricas, inexistentes en los platirrinos. La función de las callosidades isquiátricas es dudosa; quizás está relacionada con el hecho de que los cercopitecóideos duermen en posición sentada en los árboles.

La familia Cercopithecidae está dividida en dos subfamilias, los Cercopithecinae y los Colobinae. La diferencia más grande entre estas subfamilias reside en que los Cercopithecinae tienen bolsas maxilares en las que almacenan alimento para transportarlo, masticarlo y digerirlo en un lugar más seguro. Los Colobinae se nutren principalmente de hojas, y en lugar de bolsas maxilares tienen una serie de estómagos adaptados a las exigencias digestivas particulares de esta clase de alimento.

Todos los Cercopithecinae son arborícolas excepto el babuino, que pasa la mayor parte del día en el suelo en pos de su sustento; pero incluso los babuinos utilizan los árboles para dormir y buscar refugio cuando se ven amenazados por animales depredadores. La superfamilia de los hominóideos incluye a los simios y al hombre. Los simios están clasificados en dos familias: los Hylobatidae en la que entran gibones y siamangs y los Pongidae con los orangutanes, chimpancés y gorilas (Figura 2-19). Tomados en grupo, los simios se distinguen primordialmente en virtud de su adapación al modo braquiador de locomoción en los árboles. Al igual que los braquiadores del Nuevo Mundo, poseen extremidades anteriores más largas que las posteriores, el contorno de la cavidad torácica, aplanado del pecho a la espalda, y grandes clavículas. En otros aspectos (en los no relacionados con la braquiación) los simios son mucho más parecidos a los cercopitecóideos del Viejo Mundo que a los braquiadores platirrinos, y no es exagerado mantener que los simios se asemejan más al hombre que a los monos, aunque el porte físico del hombre no permite conocer con certeza si sus antecesores compartieron con los simios una ascendencia braquiadora común. El hombre tiene, por ejemplo, la clavícula desarrollada y el tórax aplanado de un braquiador eficiente, pero carece de antebrazos largos por comparación con la longitud de sus extremidades posteriores. Las pruebas de una posible fase braquiadora en los antecesores

Escaneado con CamScanner



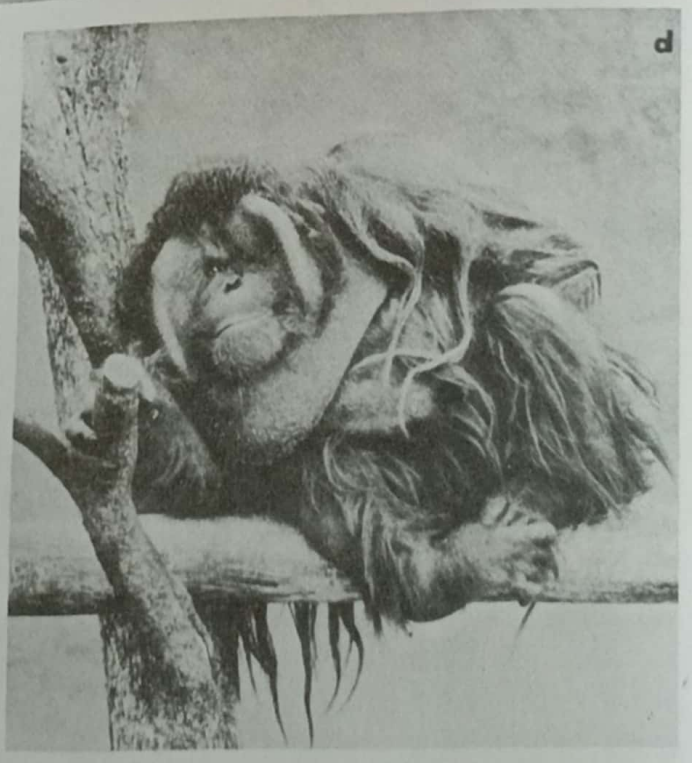


Figura 2-19. Representantes de la familia Hominoidea: a) chimpancé; b) gorila; c) gibón; d) orangután. (Cortesía Zoological Society of San Diego, fotografía Ron Garrison.)

Escaneado con CamScanner

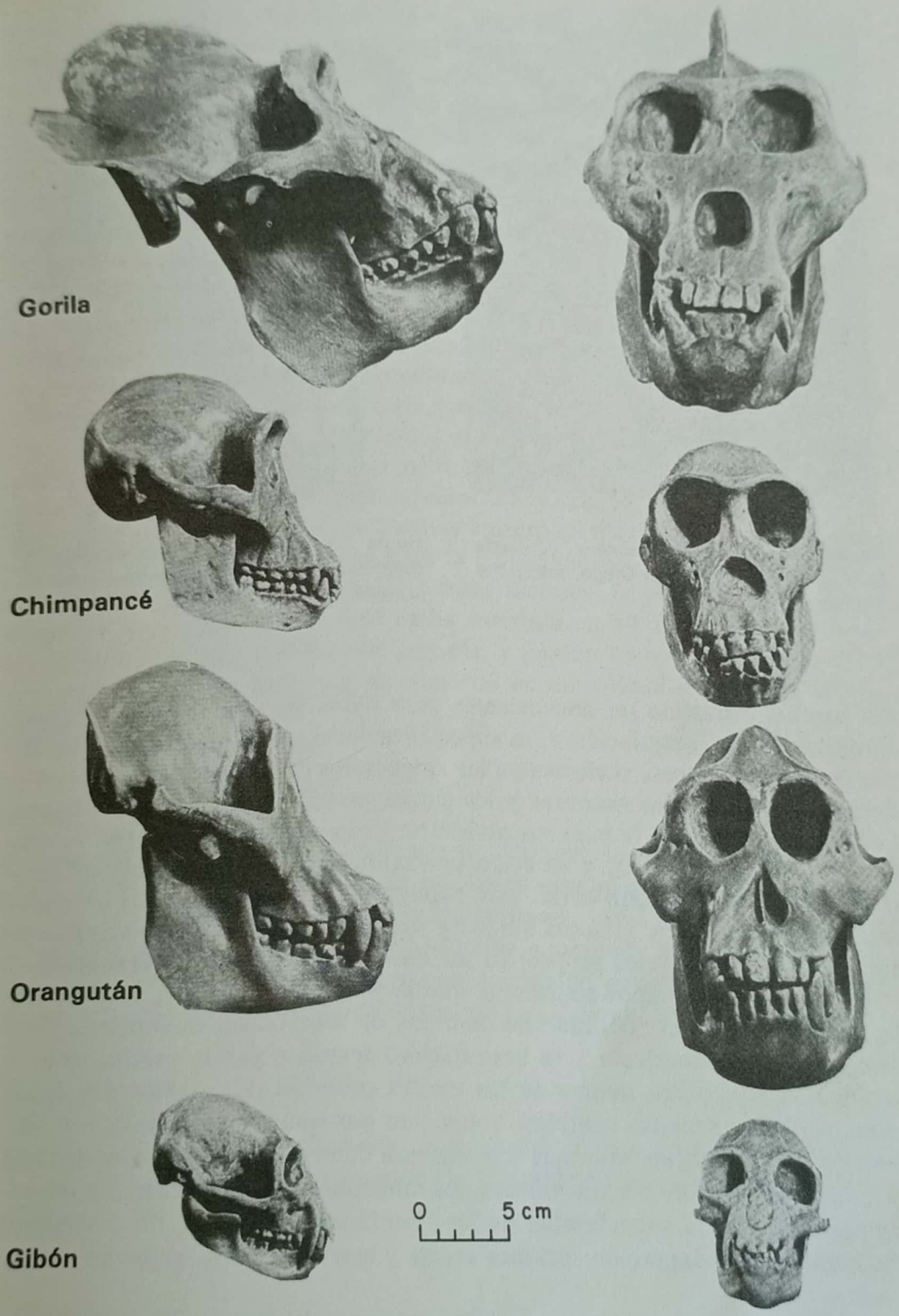


Figura 2-20. Vistas laterales y frontales de cráneos de simios modernos.

Escaneado con CamScanner

Figura 2-21. Gibón blanquimano. (Cortesía Zoological Society of San Diego, fotografía Ron Garrison.)

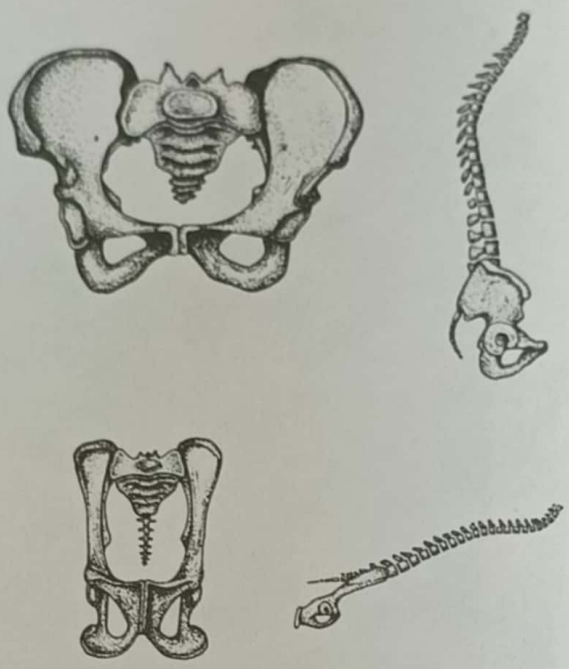


Figura 2-22. Comparación de las pelvis y columnas vertebrales del hombre y de un primate cuadrumano (macaco de cola corta).

del hombre distan de ser convincentes para todos los primatólogos. Es muy verosímil que la braquiación y las especializaciones anatómicas a ella asociadas sean relativamente recientes en los antecesores de los grandes simios modernos. De ser así, los hombres y los simios podrían haber compartido una fase evolutiva durante la cual sus antecesores comunes no fueron precisamente braquiadores perfectos y carecían por tanto de las especializaciones controvertidas, lo cual significaría, por supuesto, un parentesco más estrecho entre el hombre y los grandes simios y explicaría, además, la discrepancia que presentan en los dos grupos los atributos asociados con la braquiación.

En resumen, podemos considerar que la variación observada en el orden de los primates es el resultado de cambios de adaptación importantes (por ejemplo la vida arborícola y la braquiación) seguidos por la proliferación y ramificación del orden dentro de las nuevas posibilidades ambientales brindadas por estos grandes cambios. Solamente nos queda por examinar el importante grupo primate que más nos interesa conocer, la familia Hominidae, que incluye al hombre y a sus antecesores inmediatos. El hombre es un miembro particular de la superfamilia de los Hominoidae en virtud de sus rasgos más notables de adaptación: postura erecta y marcha bípeda, y, por supuesto, la cultura.

La postura erecta distingue morfológicamente al hombre muy acentuadamente del resto de los primates. De hecho, la mayoría de las características

Escaneado con CamScanner

anatómicas únicas en el hombre son un resultado de la postura erecta (en cambio, la mayoría de las características morfológicas diferenciadoras dentro y entre los grupos contemporáneos de la especie humana pueden ser debidas a factores culturales). Las características más importantes, consecuencia de la postura erecta que permite individualizar a los homínidos como grupo, son las siguientes: cerebro relativamente grande, pelvis adaptada a la postura erecta, columna vertebral en S (Figura 2-22) y un gran número de particularidades del cráneo que parecen reflejar la supeditación del hombre a la cultura.

La cultura nos permite comprender por qué los bruscos cambios aportados por la postura erecta no produjeron una rápida expansión y proliferación de la especie en el seno de los Hominidae. La cultura permite que el hombre evolucione biológicamente sin necesidad de dividirse en especies separadas gracias principalmente a dos factores condicionantes: 1) haciendo innecesario para los grupos humanos adaptarse a las diferentes exigencias ambientales mediante el proceso generalmente lento de acumulación de cambios somáticos y subsiguiente generación de especies inferiores. El hombre podía adaptarse y de hecho se adaptó por medios culturales más que por medios biológicos, y 2) brindando una base para la comunicación y cooperación inaccesible a las demás especies. Gracias a estos factores, la proliferación y diversificación normalmente previsible no ha sucedido en los Hominidae. El hombre sigue siendo una sola especie hoy día, y existen buenas razones de creer que siempre fue así desde que se convirtió en un animal de postura erecta, bípedo y culto.

Género *Homo*

El género al que pertenece el hombre se distingue entre los primates por la postura erecta y la locomoción bípeda. Estos rasgos se encuentran en cuatro grupos: 1) *Australopithecus,* a veces denominado *Homo africanus*; 2) *Homo erectus*; 3) *Homo neanderthalensis*, y 4) *Homo sapiens*. Nuestro conocimiento de los tres primeros está basado esclusivamente en pruebas paleontológicas y arqueológicas cuya naturaleza se examinará con detalle en la Parte III.

Especie: *Sapiens*

Sapiens es la única especie viviente del género *Homo*, y por tanto, incluye a toda la humanidad. La distribución de la variación en la especie *Sapiens* se trata en la Parte III.

Escaneado con CamScanner

COMPORTAMIENTO PRIMATE

A lo largo de la discusión precedente se ha hecho hincapié casi exclusivamente en las características morfológicas; los grupos han sido comparados entre ellos sobre la base de poseer o carecer de una o más características físicas, consideradas estáticas e inmutables del punto de vista de la taxonomia. Pero de hecho, la morfología de los organismos es el resultado de la interacción dinámica entre sus potenciales genéticos y el medio ambiente (medio ambiente X potencial genético ⟶ morfología) y la variabilidad morfológica es el resultado de un proceso continuo de interacción dinámica.

Volviendo ahora la atención al comportamiento, es quizá sorprendente hallar que los comentarios que acabamos de hacer sobre la morfología también se aplican al comportamiento, como consecuencia de la interacción entre los factores genéticos y el medio ambiente. Más aún, el comportamiento y la morfología se influyen mutuamente, relación que puede expresarse por la fórmula:

Medio ambiente X Potencial genético ⟶ Morfología / Comportamiento

De ahí que la morfología y el comportamiento, tomados como aspectos de los mismos elementos interactuantes, puedan ser indistintamente utilizados para informarnos sobre la adaptación de los organismos a su medio ambiente.

Hasta hace poco, la investigación del comportamiento animal, llevada a cabo generalmente sobre animales remotamente emparentados con el hombre, bajo rigurosas condiciones de laboratorio, no conducía a mejorar nuestro conocimiento de la evolución y variación humana. En los últimos años el número de estudios del comportamiento de los animales en su cuadro natural ha crecido considerablemente y el área más intensamente estudiada ha sido la del comportamiento del primate.

Quince años atrás los antropólogos interpretaban el comportamiento del primate de una forma extremadamente simplificada: 1) los primates viven en grupos socialmente organizados, que tanto dentro como entre las especies, varían en tamaño y estructura; 2) un grupo consiste generalmente en un macho dominante, un grupo de hembras sexualmente adultas, sus crías jóvenes, y, marginados, los otros machos adultos, y 3) las relaciones entre miembros del grupo dependen sobre todo de la sexualidad. El macho dominante era presentado como un sultán y las hembras como su harén; él guardaba sus hembras de las insinuaciones de los machos marginados, protegiendo por lo tanto sus derechos sexuales exclusivos y preservando la integridad del grupo.

Este punto de vista provenía directamente de observaciones realizadas en los primeros años de la década de los 30. Las investigaciones de campo llevadas a cabo por Bingham (1932) sobre los gorilas y por Nissen (1931) sobre los

Escaneado con CamScanner

chimpancés establecieron el hecho de que estos animales viven en grupos socialmente organizados y que la composición del grupo varía notablemente de una localidad a otra. Carpenter (1934) realizó un verdadero trabajo de pionero en las observaciones sistemáticas de primates en su hábitat natural con el estudio de los monos chillones de América Central. Sus observaciones le condujeron a un cuadro del comportamiento y de la organización social del primate que contrastaba agudamente con la descripción "típica" dada más arriba. El mono chillón no se preocupa en demasía por asegurarse pareja del sexo opuesto y, en general, la sexualidad parece jugar en su vida un papel secundario.

Las observaciones de Carpenter fueron consideradas simplemente como pruebas de la enorme diferencia existente entre los primates del Nuevo y del Viejo Mundo. El cuadro "típico" de la organización social en los primates del Viejo Mundo provenía de los trabajos de Solly Zuckerman (1932) sobre los babuinos. A pesar de que sus conclusiones se basaban casi exclusivamente en la observación de animales en cautividad, Zuckerman, y con él muchos otros, no vieron inconveniente en generalizarlas hasta el punto de atribuir no solamente a los babuinos en libertad, sino a todos los primates del Viejo Mundo, la imagen de una sociedad primate caracterizada por grupos de animales dominados por la sexualidad, los celos y la promiscuidad y en la que el macho dominante, imponiéndose por la fuerza física, conservaba su predominio hasta que era depuesto por un rival más fuerte. No solamente creía Zuckerman que esta forma de organización social era común a todos los catarrinos, sino que, en virtud de que la evolución del hombre transcurrió en el Viejo Mundo, también fue una fase por la cual pasaron los antepasados del hombre en el curso de la evolución.

El punto de vista de Zuckerman fue ampliamente aceptado por los antropólogos durante los 25 ó 30 años siguientes. E.A. Hooton (1942), haciendo la síntesis de los datos disponibles sobre los primates, manifestó su acuerdo con Zuckerman en todos los puntos esenciales, pero por razones difíciles de comprender, añadió la afirmación de que, a medida que nos acercamos al hombre en la clasificación taxonómica, la inteligencia y el individualismo van templando el comportamiento sexualmente motivado.

En 1959, al investigar el mismo tipo de material que Hooton, Sahlins concluyó que la sexualidad y el poder dominador eran las bases principales de la organización social primate, pero contrariamente a Hooton, Sahlins no llegó a considerar la organización social humana como un mejoramiento gradual, subproducto de una inteligencia y de un individualismo crecientes. Según Sahlins la organización social era el producto de factores culturales (particularmente económicos) que, sencillamente, no se dan entre los primates no humanos.

Las observaciones científicas sobre los primates en su hábitat fueron reanudadas en los años 50 y principios de los 60. Como ejemplo del esfuerzo reali-

Escaneado con CamScanner

zado en este campo podemos mencionar los estudios de terreno sobre los monos aulladores (Altmann, 1959), los babuinos (Washburn y DeVore, 1961; Hall y DeVore, 1965), los macacos (Hall, 1965; Koford, 1963; Simonds, 1965), los langures (Jay, 1963; Ripley, 1964), los chimpancés (Van Lawick-Goodall, 1963; Reynolds, 1963) y el gorila (Schaller, 1963). Se publicaron igualmente estudios menos extensos sobre otras especies y se lanzaron dos nuevas publicaciones periódicas sobre los primates. Durante el mismo período se fundaba una Sociedad Internacional para el Estudio de los Primates, y en los Estados Unidos el Servicio de Sanidad Pública creaba varios centros de investigación primate en distintas localidades de la Unión.

Entre los estudios mencionados, los trabajos de Washburn y DeVore sobre los babuinos, los estudios de Jane Goodall sobre los chimpancés y el trabajo de George Schaller sobre el gorila de montaña, ejercieron una gran influencia sobre los antropólogos. A parte del interés particular presentado por cada uno de ellos, los tres conducen a la misma conclusión básica: el comportamiento de los primates es extremadamente variable. En contraste con el estereotipo que surge de los trabajos de Zuckerman, los estudios mencionados ponen en evidencia, entre otras cosas que: 1) la organización social del primate difiere notablemente de un punto a otro; 2) la sexualidad es estacional y no es más que uno de los varios factores que integran a la sociedad primate (ver también Harlow y Harlow, 1965), y 3) las estructuras dominantes varían de una especie a otra y funcionan de una manera más compleja de como se creía anteriormente.

La demostración hecha por los nuevos trabajos de que los primates tienen un comportamiento variable, por ser interesante, vino a complicar las cosas a los antropólogos. Estos habían esperado que el estudio de los primates permitiría ampliar los conocimientos sobre la evolución humana. Evolución implica adaptación; adaptación implica tendencia, y a mayor variación mayor dificultad para interpretar tendencias. Es quizás debido a la creciente dificultad creada por la acumulación de información que la investigación de los primates en los años 60 tuvo que centrarse cada vez más en el comportamiento individual, en los planteamientos psicológicos y en particular en aquellos comportamientos que dejan adivinar, subyacente, una forma más típicamente humana de hacer las cosas. Para un reducido número de investigadores los primates se convirtieron en unos velludos y divertidos hombrecitos. Esta orientación queda plasmada en los estudios sobre chimpancés adiestrados a comunicar con los humanos con un lenguaje de signos (Gardner y Gardner, 1971; Premack, 1971; Hewes, 1973). La importancia que puedan revestir, a largo plazo, estos estudios no está clara todavía. Para los unos, los chimpancés adiestrados parecen subrayar la estrecha relación existente entre este primate y el hombre; para los otros, al contrario, la comunicación por signos es la prueba patética de la inferioridad del chimpancé en comparación con los humanos, en el campo de la comunicación.

Escaneado con CamScanner

Simultáneamente, no obstante, puede advertirse un retorno del interés por los aspectos de la adaptación y de la dinámica de las poblaciones en relación con los marcos ecológicos. Esta vez el interés se centra en las tendencias (Kummer, 1968; Struhsaker, 1969; Altmann y Altmann, 1970). Empezamos a admitir que la variabilidad, en vez de dificultar las cosas, proporciona una información abundante para la verificación de hipótesis sobre la evolución humana (Washburn, 1971; Van Lawick-Goodall, 1971). Este aspecto de la investigación deja prever interesantes avances.

En resumen, los estudios de comportamiento, al igual que los estudios de morfología de los primates, aconsejan cierta cautela en la descripción general de los primates. Los primates son animales arborícolas; con excepciones. Son tropicales; con excepciones (la más obvia, el hombre). Son animales gregarios; unos si, otros no.

Así se termina nuestra breve incursión a través del reino animal, que nos ha permitido delinear las diferencias elementales que prevalecen entre el hombre y su linaje. Igualmente nos ha permitido apreciar algunos hechos importantes; todos los grupos examinados, a pesar de ser únicos, son también semejantes en algunos aspectos. El hombre es un primate, un mamífero, un cordado y un animal. Es único, tanto por su morfología como por la cultura que posee. El sitio que ocupa en la naturaleza es fácilmente discernible cuando se comprende en qué y cómo difiere de los demás animales, y qué similitudes comparte con ellos.

PUNTOS MAS RELEVANTES DEL CAPITULO 2

1. Las clasificaciones zoológicas determinan el parentesco biológico de las variedades animales a partir de sus similitudes.
2. Por norma general, a mayor grado de similitud, parentesco biológico más estrecho.
3. El hombre es un animal, un cordado, un vertebrado, un mamífero, un primate y un homínido.
4. Los primates tienen un comportamiento variable.

Escaneado con CamScanner

3 Las bases de la Genética

INTRODUCCION

El logro intelectual más notable en la biología desde los tiempos de Darwin es la demostración de que la vida está regida por las mismas leyes físicas y químicas que regulan otras formas y organizaciones de la materia. La idea no es nueva, pero las pruebas experimentales que la apoyan han sido obtenidas principalmente durante los últimos veinte años. Estos resultados han determinado un nuevo y revolucionario enfoque de la biología y, más aún, de la genética.

Es por ello que importa no perder de vista la influencia de la genética sobre la antropología física. Los adelantos de la antropología física dependen en parte de los avances de la biología y, actualmente, la genética es la parte de la biología que más progresa. Existen además otras razones que nos impulsan a ocuparnos de la genética; entre las más importantes están las siguientes: 1) La antropología física intenta explicar la evolución humana. La genética provee una base para investigar las semejanzas y diferencias entre generaciones sucesivas. En efecto, la evolución puede ser definida como la acumulación de cambios genéticos a lo largo de las generaciones. 2) La antropología física intenta describir y explicar la variación biológica del hombre. Gracias a la genética es posible utilizar un conjunto de rasgos distintivos, los rasgos heredados, para describir y analizar la variación humana (Capítulo 9). 3) En la clasificación de la variabilidad humana, los antropólogos físicos se han apoyado fuertemente en las clasificaciones raciales que son básicamente pre-darwinianas, es decir, no evolutivas. Con el desarrollo de su teoría de la estructura de la población, la genética ha dejado sentados los fundamentos para clasificar la población humana en categorías con una unidad evolutiva más clara, y de ahí, con un significado biológico más claro, también, que el de las clasificaciones raciales tradicionales. En otras palabras, sin un conocimiento de la genética, los resultados de la investigación antropológica física terminan siendo o especializados o triviales.

El campo de la genética se ha diversificado considerablemente desde 1900, hasta abarcar, en la actualidad, las siguientes subdivisiones: médica, mende-

Escaneado con CamScanner

liana, de poblaciones, experimental, bioquímica, citológica, del comportamiento, cuantitativa, del desarrollo, molecular, vegetal, microbiana, serológica e inmunológica. En cada una de esas especialidades son innumerables los libros y artículos que se han escrito, y no es, por supuesto, nuestro propósito tratar de cada una de ellas en este libro. Nuestro estudio se limitará a: 1) *genética mendeliana*, cuyas conclusiones se aplican también a todas las demás subdivisiones; 2) los elementos imprescindibles de *genética molecular* y *genética bioquímica* para ilustrar algunos de los más importantes avances recientes, y 3) la *genética de poblaciones*, a causa de su relación directa con los problemas y los objetivos de la antropología física. Este mínimo de conocimientos sobre estos aspectos de la genética debería agudizar nuestra comprensión de los datos paleontológicos, aun cuando no sea de momento posible tratarlos directamente en términos genéticos; hacernos ver que la variación heterográfica es la clave de los procesos dinámicos y evolutivos y darnos una visión más clara del estado presente de la antropología física y de sus posibilidades futuras.

DEFINICIONES

Antes de considerar la genética mendeliana con algún detalle, será útil familiarizarnos con unos cuantos términos básicos. Un *gen* es la estructura física que transmite potencial hereditario de una generación a la siguiente. Un *cromosoma* es un conjunto discreto de genes dispuestos en orden lineal. El espacio que ocupa un gen en un cromosoma se llama *locus genético*. Al variar la estructura de un gen, varía su potencial hereditario. Los cambios en la estructura de un gen son *mutaciones*; éstas dan lugar a estructuras alternativas del mismo gen: los *alelos*. Normalmente, un individuo recibe un conjunto completo de loci genéticos de su madre y otro de su padre, y por consiguiente, tiene un par de alelos para cada locus. A un conjunto completo de loci genéticos se le dice que contiene un número *haploide* de cromosomas, y un conjunto completo de pares contiene el número *diploide*. Si en cualquier locus un individuo obtiene la misma fórmula alélica de su madre que de su padre, será *homocigótico* respecto al gen correspondiente. Si obtiene alelos diferentes, será *heterocigótico*. El par de alelos que hereda un individuo constituye su *genotipo* para un locus determinado. El potencial hereditario del genotipo puede ser modificado por factores ambientales, y la manera en que se manifiesta el material genético en un individuo se denomina *fenotipo*. De ahí que genotipos idénticos, en ambientes diferentes, puedan producir fenotipos diferentes. De la misma manera, genotipos diferentes, bajo diversas circunstancias, pueden producir fenotipos indistinguibles.

El término *frecuencia* es utilizado comúnmente a lo largo de este capítulo y posteriores. La frecuencia de un acontecimiento es el número de veces que éste ocurre sobre el número total de ocasiones en que podría ocurrir teórica-

Escaneado con CamScanner

mente. Si se echa una moneda al aire 12 veces y salen siete veces cara, la frecuencia del acontecimiento cara puede expresarse como una fracción, 7/12, una proporción, 0,58 o un porcentaje, 58 por ciento.

GENETICA MENDELIANA

La genética mendeliana investiga cómo los genes son transmitidos de padres a hijos y se apoya básicamente en las leyes de Mendel. Como ya se ha indicado en el capítulo primero, los experimentos de Mendel le condujeron a la conclusión de que: 1) la herencia es corpuscular o particulada; 2) las partículas, o mejor dicho, los genes, están presentes en pares que se separan en la formación de las células sexuales o gametos (primera ley), y 3) la segregación de un par de alelos es independiente de la segregación de cualquier otro par (segunda ley). Así Mendel no solamente descubrió lo que más tarde se llamarían genes, sino también dos leyes básicas que rigen la manera en que los genes son transmitidos de una generación a la siguiente. Estas continúan siendo todavía las leyes fundamentales de la herencia.

Desde los tiempos de Mendel la genética mendeliana ha progresado en tres direcciones principales: 1) hacia la consolidación de la universalidad de las leyes de Mendel; 2) hacia la investigación total de las implicaciones de dichas leyes, y 3) hacia la integración de la información obtenida como resultado de los progresos de las técnicas de laboratorio y del perfeccionamiento del equipo científico.

Universalidad de las leyes de Mendel

Esta característica de las leyes de Mendel quedó establecida muy rápidamente, una vez descubiertos los trabajos de Mendel (1900). La universalidad de aplicación de las leyes de Mendel significa que la herencia sigue los mismos cauces en organismo tan diferentes entre ellos como son la prímula, la piña, el delfín y el hombre. Como era de esperar, estos nuevos descubrimientos provocaron más investigaciones todavía ¿Cómo emplear la genética para mejorar cualitativamente los animales domésticos, para aumentar el rendimiento de las cosechas o para el progreso de la medicina? Igualmente preocupaba la genética de aquellos organismos que se reproducen asexualmente. Cada una de esas incógnitas de la genética fue explorada intensamente, dando lugar, a su vez, a nuevos descubrimientos y a más avances técnicos.

Implicaciones de las leyes de Mendel

Vemos pues que las leyes de Mendel pueden exponerse con un enunciado general. Se aplican a todas las formas vivientes, y ha tomado un tiempo considerable poder apreciar totalmente sus implicaciones de mayor alcance.

Escaneado con CamScanner

Las leyes de Mendel implicaban de manera específica que: 1) el potencial genético de variación entre dos generaciones es enorme, y 2) las relaciones existentes en el seno de una familia entre padres e hijos son las mismas que existen en una población entre dos generaciones sucesivas.

POTENCIAL DE VARIACION.— Ya hemos discutido, anteriormente, las bases genéticas de la variabilidad entre dos generaciones. La primera y segunda ley de la herencia de Mendel implican que los componentes del genotipo de un organismo, los loci genéticos, y los alelos que los ocupan, se ven redistribuidos en nuevas combinaciones al formarse las células sexuales. Consideremos como ilustración de ello un individuo con el siguiente genotipo para dos loci genéticos:

	Alelo 1	Alelo 2
Locus 1	*A*	*a*
Locus 2	*B*	*b*

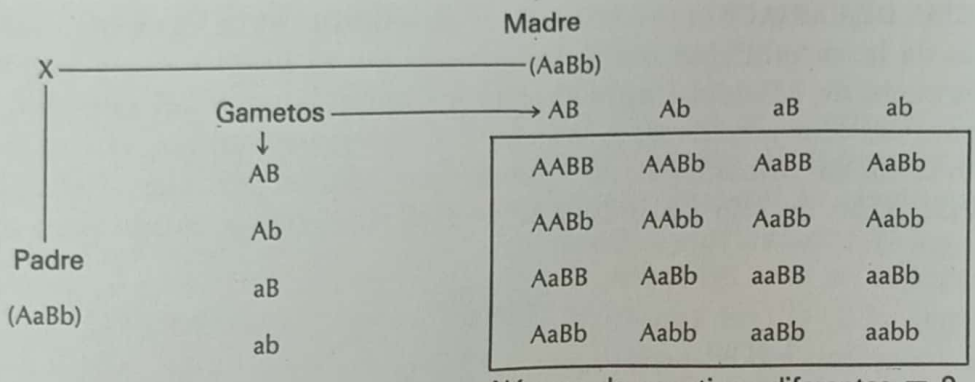
El individuo es heterocigótico en ambos loci.

La segunda ley de Mendel implica que *A* es tan apto para combinarse con *B* como con *b* en la formación de gametos; de igual forma *a* lo mismo puede combinarse con *A* como con *B*. El proceso es casual; el descendiente obtiene un conjunto completo de loci genéticos de cada progenitor. Por eso el hijo del progenitor del ejemplo debe obtener ya sea *A* o *a*, y *B* o *b* (primera ley); pero el que el descendiente obtenga *AB*, *Ab*, o *ab*, es totalmente cuestión de azar (segunda ley). En la tabla 3-1 puede apreciarse cómo dos padres, heterocigotos ambos respecto a dos loci, son capaces de generar nueve genotipos diferentes.

La implicación de la variabilidad nos aparece evidente; pero no siempre fue así. Se identificaron genes, o mejor dicho, algunas *combinaciones* de genes, que no seguían las leyes de Mendel. La investigación de estos casos "discrepantes" condujo a una modificación de las leyes para adecuarlas a estas excepciones. Los genes, como ya se ha dicho, están situados en los cromosomas y un cromosoma contiene muchos loci. Puesto que los cromosomas normalmente permanecen intactos, los genes situados juntos en el mismo cromosoma se transmitirán también juntamente como un sólo conjunto genético. Así, en el ejemplo que acabamos de utilizar, si *A* y *B* estuvieran ligados, entonces sus alelos *a* y *b* estarían también localizados en el cromosoma homólogo y los dos loci no podrían cambiarse independientemente. En este caso un hijo podría recibir solamente *AB* o *ab* de su progenitor. El efecto producido tiende a reducir la variabilidad. En caso de ligamiento, dos padres heterocigotos en dos loci genéticos sólo podrán producir tres diferentes genotipos, según puede observarse en la tabla 3-2. Por tanto un genético que halle dos o más loci que no se combinan independientemente tendrá la prueba de que los loci están ligados entre sí en el mismo cromosoma. Así, son los cromosomas, y no los genes, los que se transmiten independientemente.

Escaneado con CamScanner

Tabla 3-1 Ejemplo de variabilidad genética entre generaciones, consecuencia de la ley de Mendel

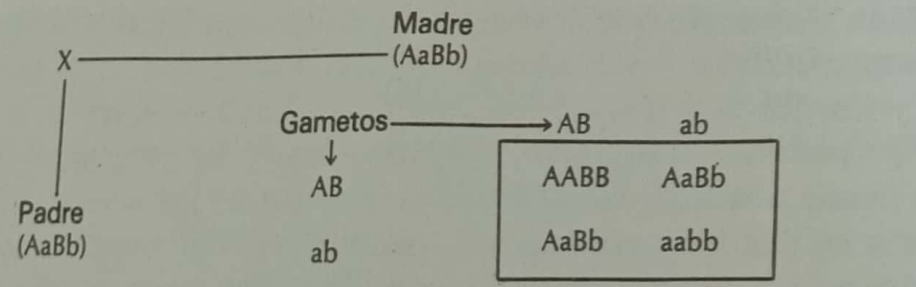


Número de genotipos diferentes = 9

AABB
AABb
AaBB
AaBb
AAbb
Aabb
aaBB
aaBb
aabb

Gracias a estos descubrimientos se ha llegado a establecer mapas cromosómicos que muestran qué loci están ligados así como su secuencia en el cromosoma. Este último punto (el orden lineal) puede ser determinado en función de otra excepción, en este caso una excepción de ligamiento. Los loci ligados pueden, y llegan, a separarse mediante un proceso llamado *entrecruzamiento*, por el cual dos cromosomas homólogos intercambian segmentos.

Tabla 3-2 Ejemplo de limitaciones de la variabilidad genética entre generaciones introducidas por ligamiento

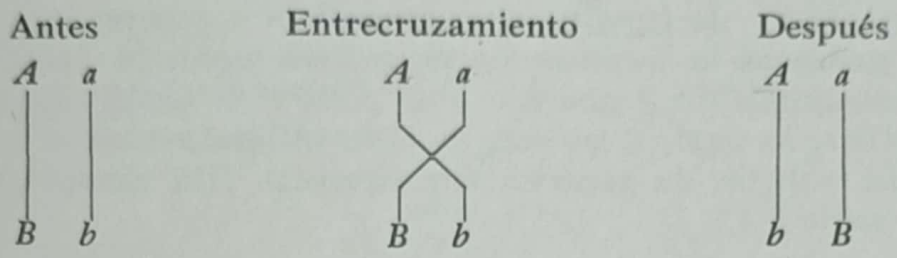


Número de genotipos diferentes = 3

AABB
AaBb
aabb

Escaneado con CamScanner

De nuevo, si *A* y *B*, y *a* y *b* están ligados, un entrecruzamiento entre ellos ligará *A* y *b*, y *a* y *B* entre sí de la manera siguiente:



El orden lineal de los loci puede ser obtenido como corolario de la suposición de que *cuanto más estrechamente estén unidos dos loci, menos probabilidad tendrán de ser separados por el entrecruzamiento*; o a la inversa, cuanto más separados dos loci, más frecuente será su separación por entrecruzamiento. De ahí que los dos loci más frecuentemente separados sean los de los extremos del cromosoma, por lo que, una vez hayan sido éstos identificados, las frecuencias de entrecruzamiento permitirán establecer la secuencia cromosómica. Existen secuencias (mapas) para algunos organismos; pero no en el hombre pues los grupos de ligamiento y las frecuencias de entrecruzamiento no son lo suficientemente conocidos debido a la dificultad experimental.

DE LAS FAMILIAS A LAS POBLACIONES. La validez de las leyes de Mendel hace que sea posible aplicar la teoría de las probabilidad y las matemáticas combinatorias a los problemas genéticos y a la formulación de la teoría genética. Esto ha contribuido ampliamente al rápido desarrollo de este campo. Entrar más en detalle en este punto supondría una larga disgresión; bastará con señalar que los avances en las ciencias biológicas y del comportamiento dependen en su mayor parte de métodos inductivos empleando técnicas estadísticas. Una de las ventajas del enfoque inductivo es que cualquier investigación científica puede partir de la hipótesis de que dos o más condiciones o acontecimientos están específicamente relacionados; por ejemplo, que la anchura de los círculos de crecimiento de un árbol está en relación directa con la precipitación media anual, es una relación que puede ser comprobada con los experimentos y procedimientos analíticos apropiados, los cuales, a su vez, permitirán llegar a la conclusión de que la anchura de los círculos de crecimiento y la precipitación media anual están o no relacionados. Los métodos inductivos son, por supuesto, esenciales en todos los sectores de la ciencia.

No obstante, hay algunas relaciones que no pueden ser comprobadas, ya sea por deficiencia en los instrumentos científicos, ya sea porque los procedimientos estadísticos disponibles son inadecuados, sobre todo cuando se trata de estudiar al hombre; o enfin, porque no somos capaces de aplicar los procedimientos experimentales apropiados. Sin embargo, a veces sucede que el amplio campo de aplicación de un descubrimiento permite avanzar directa, rápida y simultáneamente en muchos frentes de investigación. Esto es lo que

Escaneado con CamScanner

ocurre con el descubrimiento de un principio básico o fundamental de la naturaleza, acontecimiento relativamente raro en la ciencia, pero que de producirse, permite el empleo de métodos de deducción más eficientes para predecir los resultados de experimentos específicos y generar nuevas teorías que sirvan de guía para la formulación de nuevas hipótesis. Mendel realizó este tipo de descubrimiento y por ello hizo posible la rápida formulación de la teoría genética, la cual, a su vez, ha sido utilizada para orientar la mayor parte de los trabajos de genética experimental. (Un ejemplo de esto puede verse en la tabla 3-3.)

Tabla 3-3 Consecuencias de las leyes de Mendel en la distribución de los genotipos entre los descendientes de todos los tipos de apareamiento

PADRES TIPOS DE APAREAMIENTO		PORCENTAJES CALCULADOS DE GENOTIPOS EN LA DESCENDENCIA		
♂	♀	*AA*	*Aa*	*aa*
AA ×	*AA*	100		
AA ×	*Aa*	50	50	
AA ×	*aa*		100	
Aa ×	*AA*	50	50	
Aa ×	*Aa*	25	50	25
Aa ×	*aa*		50	50
aa ×	*AA*		100	
aa ×	*Aa*		50	50
aa ×	*aa*			100

Si por las solas leyes de Mendel podemos identificar los genotipos de los padres, podremos predecir entonces los genotipos en los descendientes y sus frecuencias previstas. Aun más, las mismas relaciones que se imponen entre padres e hijos dentro de una misma familia se imponen entre una generación de una población y la siguiente. Es decir, que mediante una extrapolación relativamente simple y lógica de la tabla 3-3, es posible construir una tabla más general que resuma la proporción esperada de genotipos descendientes provenientes de una población progenitora con una determinada estructura genética. Las hipótesis que permiten proceder a la extrapolación lógica de los efectos de las leyes de Mendel sirven de fundamento a la rama de la genética conocida como genética de poblaciones. Pero lo importante, a estas alturas, es el hecho de que la tabla 3-3 pueda ser construida en base a las solas leyes de Mendel.

PERFECCIONAMIENTOS TECNICOS Y GENETICA MENDELIANA. Varios de los avances en la comprensión de la genética mendeliana se deben en gran parte a perfecionamientos técnicos entre los cuales cabe mencionar como principales: 1) la meiosis y la mitosis; 2) el cariotipo, y 3) una comprensión más matizada de los conceptos de dominancia y recesividad.

Escaneado con CamScanner

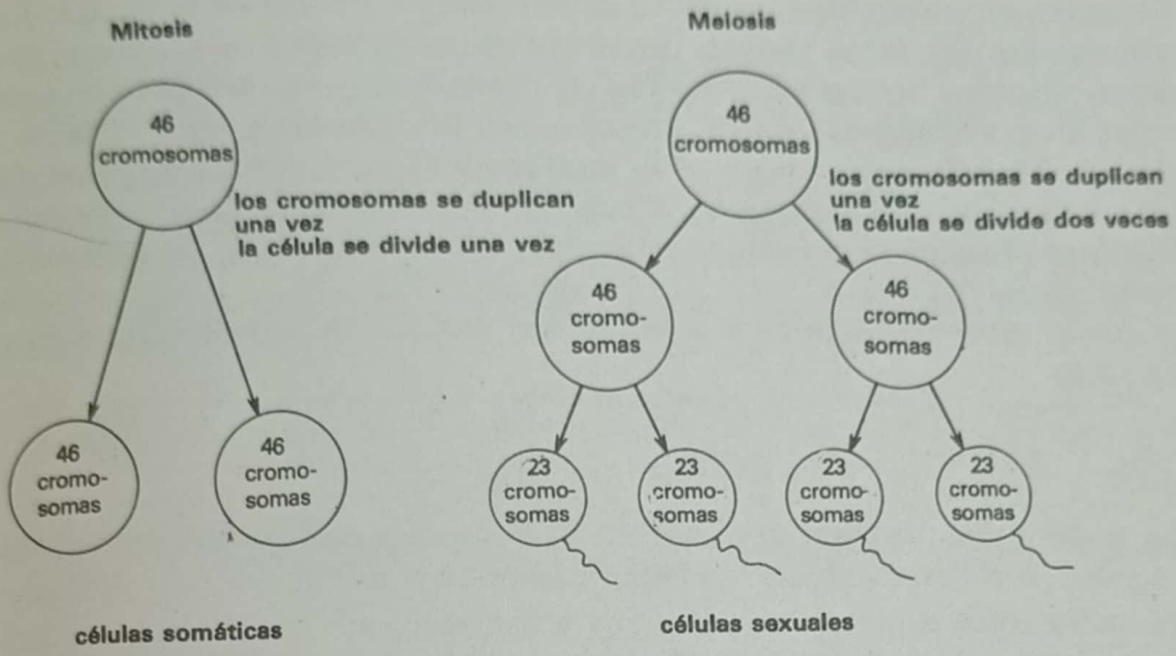


Figura 3-1. Comparación de la mitosis y la meiosis de las células germinales del varón. La meiosis de las células de la hembra difiere en el detalle pero no en el principio.

Meiosis y mitosis.— El mecanismo fisiológico sobre el que reposan las leyes de Mendel es la *meiosis*, o proceso productor de células sexuales o gametos. En lo que se refiere a genética, la consecuencia más importante de la meiosis es la producción de células que contienen una sola dotación completa de alelos. En virtud de que los genes están localizados en los cromosomas, esto significa que las células producidas por meiosis contienen solamente la mitad de cromosomas de los que tienen las otras células (el número haploide en comparación con el número diploide). La *mitosis* es el proceso celular que produce dos células idénticas a partir de una célula madre que se divide para producirlas. Todas las células así producidas tienen el número de cromosomas diploide. Los dos procesos son esquematizados en la figura 3-1. En los seres humanos la meiosis produce células con 23 cromosomas en el núcleo, y la mitosis produce células con 46.

Los procesos de meiosis y mitosis han sido observados en gran detalle y, aunque continuos, han sido subdivididos en fases (por ejemplo, anafase, metafase, etc.) en vistas de un análisis más detallado. Dado que nuestro interés por el tema es bastante limitado, no entraremos en la complejidad del detalle sino que nos centraremos en el tema de la relación de estos procesos con las leyes de Mendel. Desde este punto de vista, sólo la meiosis es significativa, razón por la cual no nos ocuparemos de la mitosis. La meiosis empieza con el número diploide de cromosomas. Las especies que se reproducen sexualmente son diploides ya que contienen un conjunto de pares de cromosomas.

Escaneado con CamScanner

De cada par, un cromosoma proviene del padre y el otro de la madre. Los cromosomas apareados reciben el nombre de cromosomas homólogos y contienen idénticos loci genéticos aunque, desde luego, los loci pueden estar ocupados por diferentes alelos. Ilustraremos las relaciones entre meiosis y leyes de Mendel mediante un caso sencillo en el que intervienen solamente dos pares de cromosomas, C_m, proveniente de la madre y C_p, el cromosoma homólogo proveniente del padre, en uno de los pares, y H_m y H_p respectivamente, en el otro.

Por lo tanto empezamos con el número diploide de cuatro cromosomas, dos pares:

$$\begin{matrix} C_m & C_p \\ H_m & H_p \end{matrix}$$

Una de las primeras cosas que ocurren en la meiosis es que cada cromosoma se duplica, a saber, produce una copia exacta de sí mismo.
Esta nueva copia exacta permanece unida al cromosoma molde, por lo que el número total de cromosomas (diploide) permanece invariable, así en nuestro ejemplo tenemos:

$$\begin{matrix} Cm & Cm & Cp & Cp \\ Hm & Hm & Hp & Hp \end{matrix} \qquad 2n{=}4$$

Seguidamente la célula aparea sus cromosomas homólogos, dando lugar a cromosomas cuádruples:

$$\begin{matrix} Cm & Cm & & Hm & Hm \\ 1 & & & 2 & \\ Cp & Cp & & Hp & Hp \end{matrix}$$

pasando el número cromosómico de diploide (2n=4) a haploide (n=2). Después de este apareamiento, que es el mecanismo fundamental del proceso de la meiosis, la célula se divide, separándose por los puntos 1 y 2 los cromosomas homólogos. La célula al dividirse de la forma mencionada, puede producir cuatro clases teóricas de células:

$$\begin{matrix} Cm & Cm & Cm & Cm & Cp & Cp & Cp & Cp \\ Hm & Hm & Hp & Hp & Hm & Hm & Hp & Hp \end{matrix}$$

No obstante, sólo dos células pueden ser producidas cuando una célula se divide, por lo que la dotación de los cromosomas recibidos por cada célula resultante no es independiente. Si una célula recibe Cm Cm y Hm Hm, la otra recibirá Cp Cp y Hp Hp. De igual forma si una de las células recibe Cm Cm y Hp Hp, la otra deberá recibir Cp Cp y Hm Hm. Tenemos por consiguiente dos posibilidades:

Escaneado con CamScanner

O bien

Cm	Cm	Cp	Cp
Hm	Hm	Hp	Hp

O bien

Cm	Cm	Cp	Cp
Hp	Hp	Hm	Hm

Seguidamente la célula vuelve a dividirse, haciéndolo de nuevo de una forma muy precisa. En esta división los cromosomas duplicados se escinden. Por lo tanto si de las dos posibilidades mencionadas la que ocurre es la primera, obtendremos cuatro células, cada una de ellas con el número haploide de cromosomas, a saber

Cm	Cm	Cp	Cp
Hm	Hm	Hp	Hp

De ocurrir la segunda posibilidad, se producen las cuatro células haploides siguientes:

Cm	Cm	Cp	Cp
Hp	Hp	Hm	Hm

La producción del anterior conjunto de cuatro células sexuales o de éste, es puramente cuestión de azar. Toda dotación de cromosomas es por tanto independiente de cualquier otra. Esto constituye la base de la segunda ley de Mendel, la ley de la segregación independiente.

En resumen, hemos visto como la meiosis empieza con una célula diploide y concluye con cuatro células haploides. En el transcurso del proceso ocurren cuatro acontecimientos: 1) duplicación de los cromosomas; 2) apareamiento de los cromosomas homólogos; 3) división de la célula y segregación de los cromosomas homólogos, y 4) división de nuevo de las células resultantes y segregación de los cromosomas homólogos.

Cariotipo.— El rápido perfeccionamiento de las técnicas y de los equipos de laboratorio en el curso de los últimos años ha hecho posible el estudio de los cromosomas con gran detalle. Las fotografías de los cromosomas de dos seres humanos de la figura 3-2 permiten darse cuenta de la precisión de las técnicas citológicas. Los cromosomas del hombre han sido clasificados en los grupos convencionales de acuerdo con su tamaño y la posición del centrómero. Este procedimiento, llamado de determinación del cariotipo, se emplea cada vez más como método auxiliar en la diagnosis de ciertas enfermedades. Así, por ejemplo, el mongolismo, llamado con más propiedad síndrome de Down, está caracterizado por la trisomia en el grupo G.

En 1971, a partir de un nuevo método de coloración de los cromosomas, se demostró que era posible identificar el dispositivo en forma de bandas a lo largo del cromosoma. Este dispositivo resulta ser, además, distintivo para cada cromosoma. Así, en vez de recurrir a la identificación de cromosomas

Escaneado con CamScanner

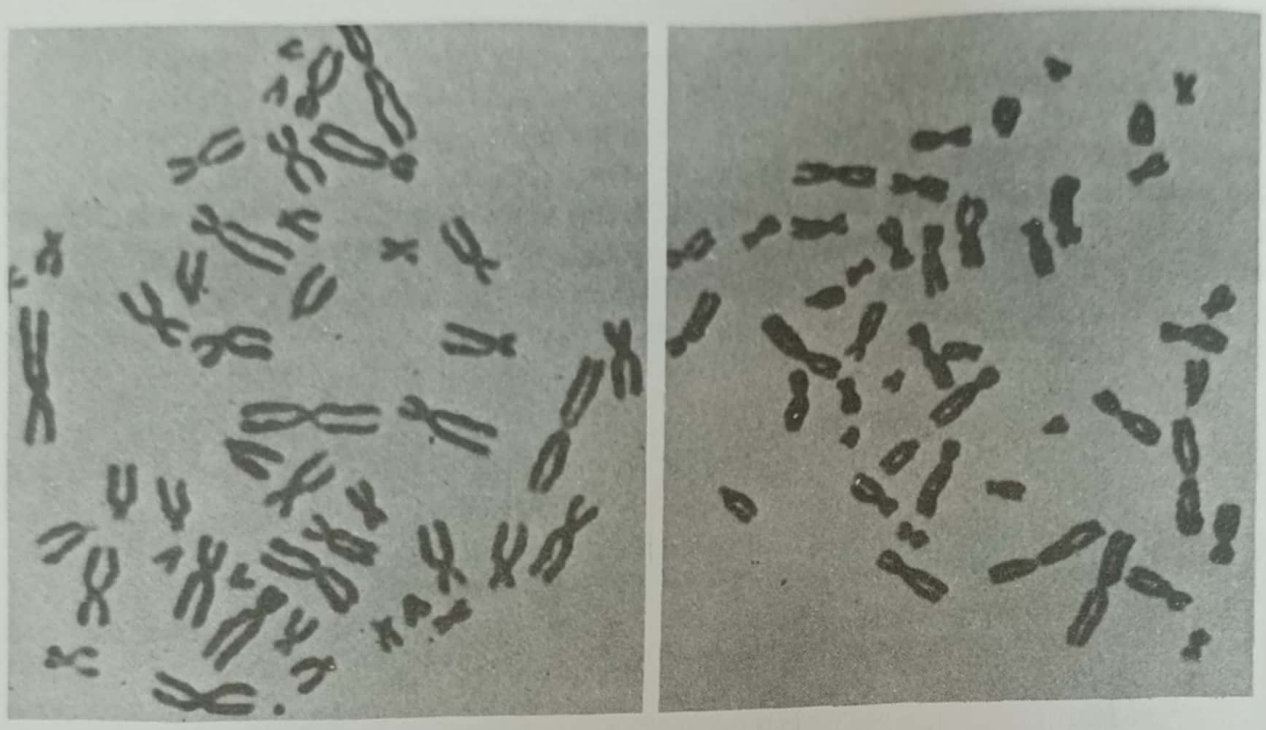


Figura 3-2. Placa de metafase mostrando el complemento cromosómico en el hombre; izquierda: varón normal; derecha: hembra normal. (Cortesía David T. Arakaki.)

por grupos, parece posible identificar cromosomas específicos. Este avance encierra un gran potencial cuyo significado se irá manifestando a lo largo de la actual década. Se trata de un descubrimiento llamado a darnos una más clara comprensión de la estructura y de la función del cromosoma.

En los cariotipos de los cromosomas humanos se observa una clara y consistente diferencia entre varones y hembras (Figuras 3-3 y 3-4). El varón normal tiene 15 cromosomas en el grupo C; la hembra tiene 16. El varón normal tiene 5 cromosomas en el grupo G; la hembra tiene 4. En total cada sexo tiene 23 pares; 22 pares son llamados cromosomas autosómicos y el par que diferencia al varón de la hembra se llaman cromosomas sexuales. El cromosoma sexual más grande es llamado cromosoma X; las hembras, por supuesto, tienen dos. Los varones tienen solamente un cromosoma X y otro llamado cromosoma Y en el grupo G. Así es el varón quien determina el sexo en la descendencia del hombre. La hembra aporta solamente cromosomas X. El varón aporta cromosomas X o Y. En virtud del modo en que se determina el sexo en el hombre, los rasgos controlados por los genes localizados en los cromosomas X e Y son más fácilmente reconocibles que los rasgos heredados de los autosomas. Los genes localizados en el cromosoma Y, por ejemplo, sólo pueden ser hallados en varones. De hecho, no existen caracteres localizados en el Y bien definidos en el hombre; por tanto, pudiera ser que las funciones del cromosoma Y se limitasen exclusivamente a producir

Escaneado con CamScanner

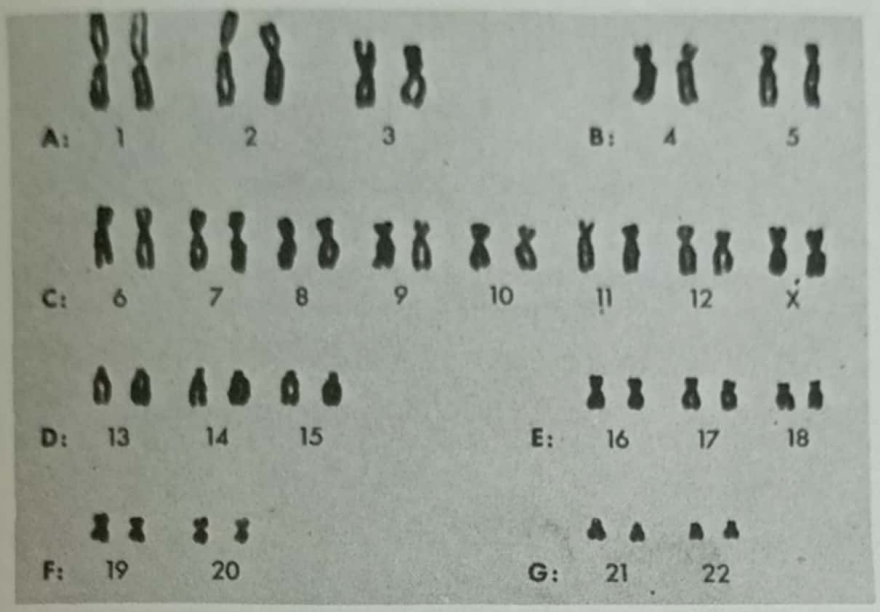


Figura 3-3. Cariotipo de mujer normal. (Cortesía David T. Arakaki.)

los enzimas necesarios para la producción de la hormona masculina, la cual, a su vez, regula el desarrollo de las características sexuales masculinas.

El cromosoma X contiene genes que influyen en numerosas características de los seres humanos, que no tienen nada que ver con el sexo. Sin embargo, los genes heredados del cromosoma X son llamados genes ligados al sexo y

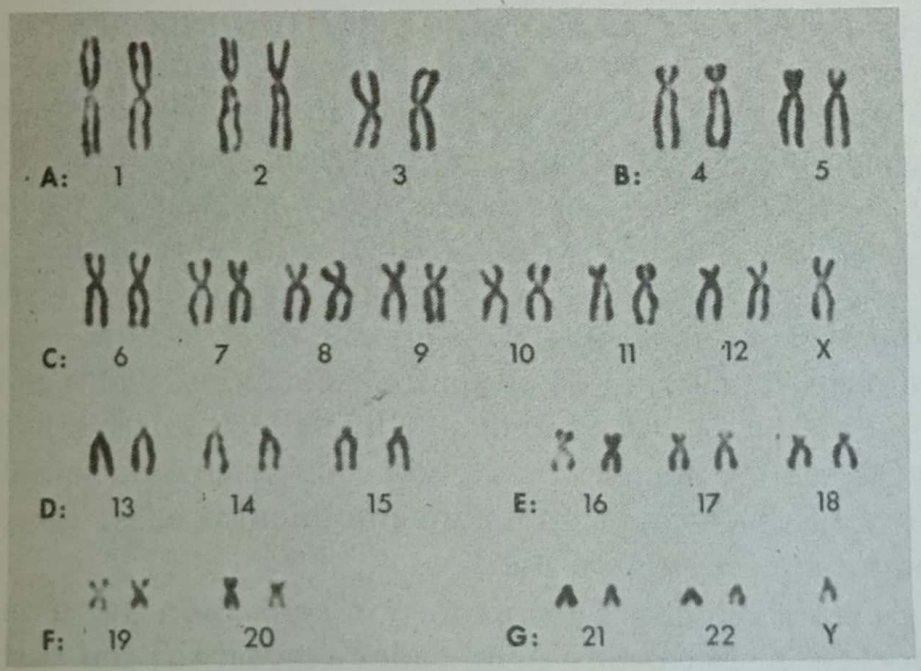


Figura 3-4. Cariotipo de varón normal. (Cortesía David T. Arakaki.)

Escaneado con CamScanner

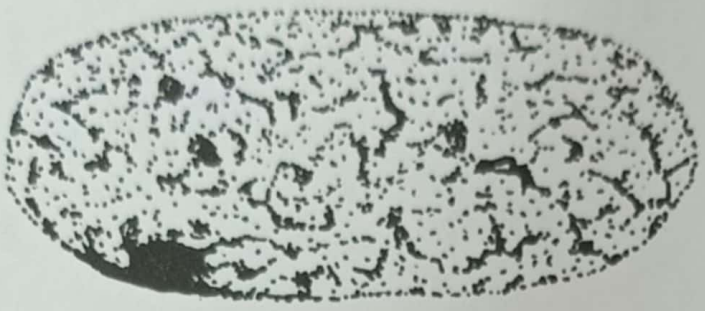


Figura 3-5. Cromatina sexual en una célula normal de mujer. (Cortesía David T. Arakaki.)

de ellos dependen una forma de daltonismo, la hemofilia, una deficiencia enzimática de gluscosa-6-fosfato deshidrogenasa y un gen de grupo sanguíneo, el grupo Xg. Debido a su localización en el cromosoma X, estos rasgos presentan una distribución que difiere entre varones y hembras. Las enfermedades homocigóticas en los cromosomas sexuales requieren dos alelos en las hembras y uno en los varones (hemicigóticos). Las enfermedades heterocigóticas no pueden darse en los varones para rasgos ligados al sexo. De ahí que la hemofilia, una enfermedad homocigótica determinada por un alelo raro, sea mucho más común en los varones que en las hembras. Las hembras normales, que son heterocigóticas respecto a la hemofilia, transmiten la enfermedad a la mitad de sus hijos, según se desprende de las leyes estadísticas.

El exámen del material cromosómico del hombre durante la interfase, mal llamado período de descanso de la mitosis, revela otra diferencia entre varones y hembras: las hembras tienen una masa de material cromatínico apelotonado en el borde del núcleo (Figura 3-5). Este fenómeno no se observa en el varón. El significado de esta diferencia es todavía motivo de controversia, pero la teoría más generalmente aceptada es la propuesta por la doctora Mary Lyon (1962), según la cual, en cualquier célula, un cromosoma X, y solamente uno, es activo y funcional. Una investigación efectuada sobre núcleos presentando un número anormal de cromosomas sexuales aportó cierto respaldo a esta teoría. El número de cromosomas X observable en la metafase es siempre uno más que el número de cuerpos de cromatina sexual observable en la interfase. Por esto un individuo XXY (síndrome de Klinefelter) es un varón infaliblemente estéril cuyas células muestran un cuerpo de cromatina sexual durante la interfase. Hembras XXX han sido igualmente identificadas; sus células muestran dos cuerpos de cromatina sexual.

Dominancia y **recesividad.**— *Dominante* y *recesivo* son dos términos de uso muy arraigado en genética. Sus significados respectivos son bastante claros: alelos dominantes son los que se manifiestan en ambas combinaciones, homocigóticas y heterocigóticas, mientras que los alelos recesivos se manifiestan

Escaneado con CamScanner

solamente cuando van aparejados entre ellos en homocigosis. Sin embargo, en los últimos años ha decrecido la necesidad de usar ambos términos gracias a la aparición de nuevas técnicas que permiten distinguir los heterocigotos de los homocigotos en muchos de los casos anteriormente indistinguibles, y por tanto, parece innecesario perpetuar la dicotomía dominante-recesivo. No quiere decir ésto que ya no existan ejemplos clásicos de dominantes y recesivos; efectivamente continúan existiendo, y puede que nunca sea posible detectar diferencias entre heterocigotos y homocigotos para esos loci.

Resumen de la genética mendeliana

Los principios de la genética mendeliana debían servir de base a las investigaciones en todas las otras subdivisiones de la genética, sentando las reglas fundamentales del comportamiento del gen y del cromosoma; a saber, 1) la herencia se efectúa mediante los genes, 2) los genes están localizados en los cromosomas, 3) los cromosomas están apareados en los núcleos de las células, condición ésta impuesta por la mitosis, y 4) los pares de cromosomas se separan y se combinan independientemente de la meiosis. Al unirse entre ellas dos de estas células, una procedente del macho y una de la hembra, los cromosomas vuelven a aparearse y con ello inician la formación de un nuevo individuo.

Es así que la genética mendeliana establece claramente una relación entre genes y rasgos en el fenotipo:

MEDIO AMBIENTE

Gen ⟶ Carácter

Sin embargo, relación claramente establecida no significa relación claramente comprendida. La genética mendeliana plantea más incógnitas que las que resuelve. Las más persistentes son las siguientes: ¿Cuál es la naturaleza del gen? ¿Cómo hace el gen para producir un carácter en el fenotipo? La investigación de estos problemas ha originado los descubrimientos genéticos más trascendentes del siglo, como son, sin duda, los que han demostrado que las leyes y teorías de la física y de la química modernas se aplican a la genética, y por consiguiente, a toda la biología. Estos resultados son recientes y su pleno impacto está solamente empezando a notarse.

GENETICA MOLECULAR Y BIOQUIMICA

La naturaleza del gen

¿Cuáles son los elementos materiales que constituyen un gen y cómo se combinan entre ellos? Un punto de partida evidente para la investigación de las

Escaneado con CamScanner

propiedades moleculares del gen es el núcleo de la célula, y ello por dos buenas razones: 1) es en el núcleo donde están localizados los cromosomas, y 2) machos y hembras contribuyen por igual a la composición hereditaria de su progenie y en el material de la célula, pero desigualmente en los componentes no nucleares de ésa.

En el núcleo se hallan en abundancia tres clases de moléculas: agua, proteínas y ácidos nucléicos. El agua, desde luego, no interviene en la herencia; su simple estructura excluye toda responsabilidad en la extensa variedad de efectos del gen. Las proteínas nucleares son grandes y complejas moléculas que consisten en largas secuencias de aminoácidos con una capacidad casi infinita de variación. Es por tal razón que, durante un tiempo, las proteínas nucleares fueron consideradas como el material hereditario, hasta que las pruebas experimentales fueron descartándolas a favor de los ácidos nucléicos.

Transformación genética

Las pruebas a favor de la conclusión de que los ácidos nucléicos forman el material genético se establecieron en 1928 como resultado del clásico experimento sobre la transformación genética a partir de dos cepas de *Pneumococcus*, la bacteria que puede causar neumonía. Estas cepas difieren en apariencia y en sus efectos. Una de ellas, la cepa lisa, está encerrada en una cápsula compuesta de moléculas de azúcar, que unidas juntas, forman un polisacárido. Esta es la cepa virulenta. La otra cepa, la rugosa, desprovista de cápsula polisacárida, carece de virulencia. El experimento realizado por F. Griffith (1928) consistió en la inoculación de ratones con *Pneumococcus* vivos de tipo rugoso mezclados con bacterias muertas del tipo liso. Puesto que la cepa rugosa inyectada no es virulenta y que la cepa lisa consistía sólo en células muertas, no se esperaba ningún efecto apreciable en los ratones. No obstante, muchos murieron de neumonía, y además, el exámen de la sangre de los ratones reveló la presencia de bacterias vivas del tipo liso así como del tipo rugoso. Aparentemente, algunas de las bacterias rugosas se habían *transformado* en lisas. Aún más, cuando la cepa lisa de neoformación empezó a dividirse y proliferar, produjo células hijas de tipo liso, indicando claramente que se trataba de una transformación genética.

Ulteriormente, habiéndose perfeccionado las técnicas experimentales, pudo realizarse la transformación en el tubo de ensayo, bajo condiciones de control y precisión de los componentes permitiendo el ensayo por separado en todas las combinaciones posibles y, así, se descubrió que para provocar la transformación sólo se necesitaba una parte de la bacteria lisa, la cual, al ser identificada, resultó ser la parte correspondiente al ácido nucléico, en este caso, el ácido desoxirribonucléico o ADN (Hershey y Chase, 1952).

Escaneado con CamScanner

ADN

El ADN se compone de carbono, hidrógeno, nitrógeno, oxígeno y fósforo. Estos elementos están unidos entre ellos de diversas formas para formar moléculas de purina, pirimidina, desoxirribosa y fosfato. En el ADN se encuentran dos clases de purina, la adenina y la guanina, y dos clases de pirimidinas, la citosina y la timina. El fósforo se da solamente en la composición de un ion de fosfato de estructura invariable e indefectiblemente parte integrante del ADN. De igual forma la desoxirribosa es siempre un componente del ADN, debiendo éste su nombre al citado azúcar de 5 átomos de carbono. La estructura química de todos estos componentes está ilustrada en la figura 3-6. La unidad básica formada por el conjunto de esos componentes se llama un *nucleótido*, y consiste en un grupo de fosfato unido a una molécula de desoxirribosa, la cual, a su vez, está unida con una purina o bien con una pirimidina. Dado que hay dos purinas y dos pirimidinas, habrán cuatro nucleótidos posibles, según puede verse en la figura 3-7. Los nucleótidos, a su vez, estan unidos entre sí por fuertes enlaces covalentes entre el azúcar y el grupo fosfato, dejando libres las bases y dando lugar a una larga cadena polinucleótida.

La estructura completa de la molécula de ADN ha sido conocida gracias a

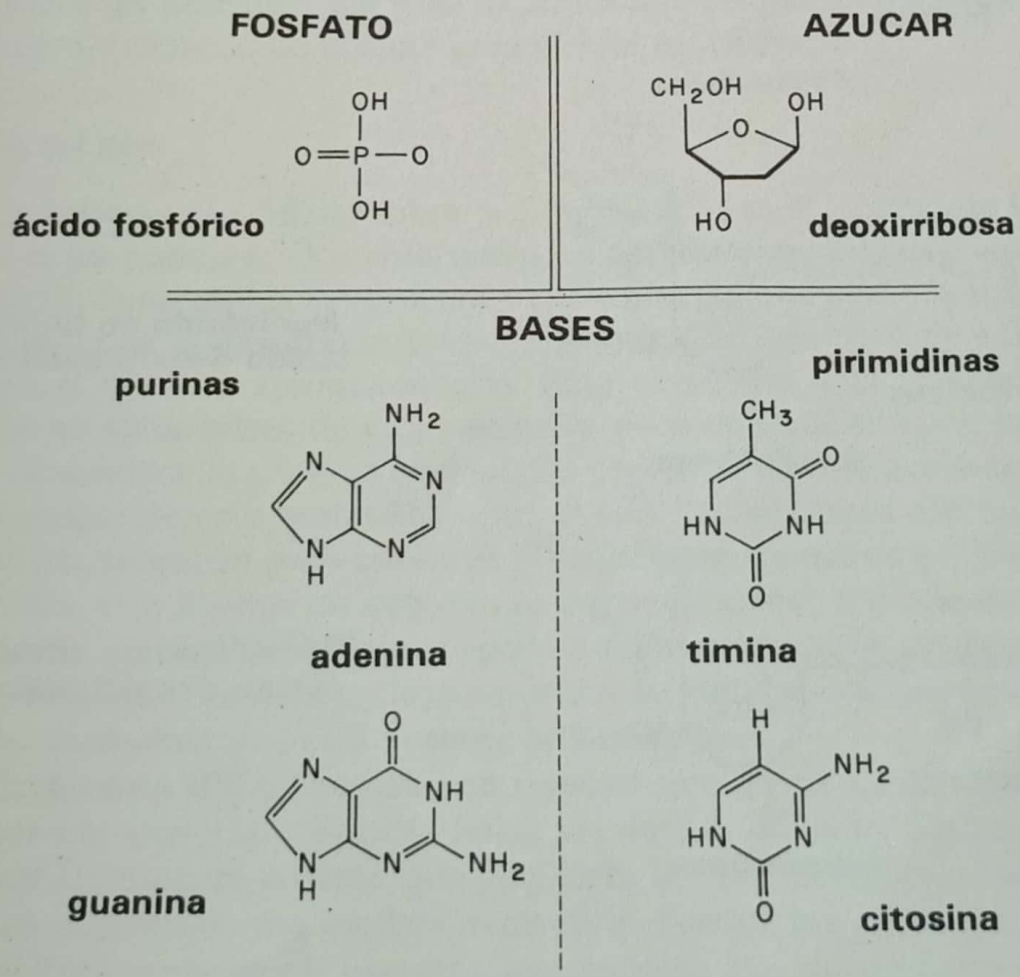


Figura 3-6. Estructura química de los componentes de una molécula de ADN.

Escaneado con CamScanner

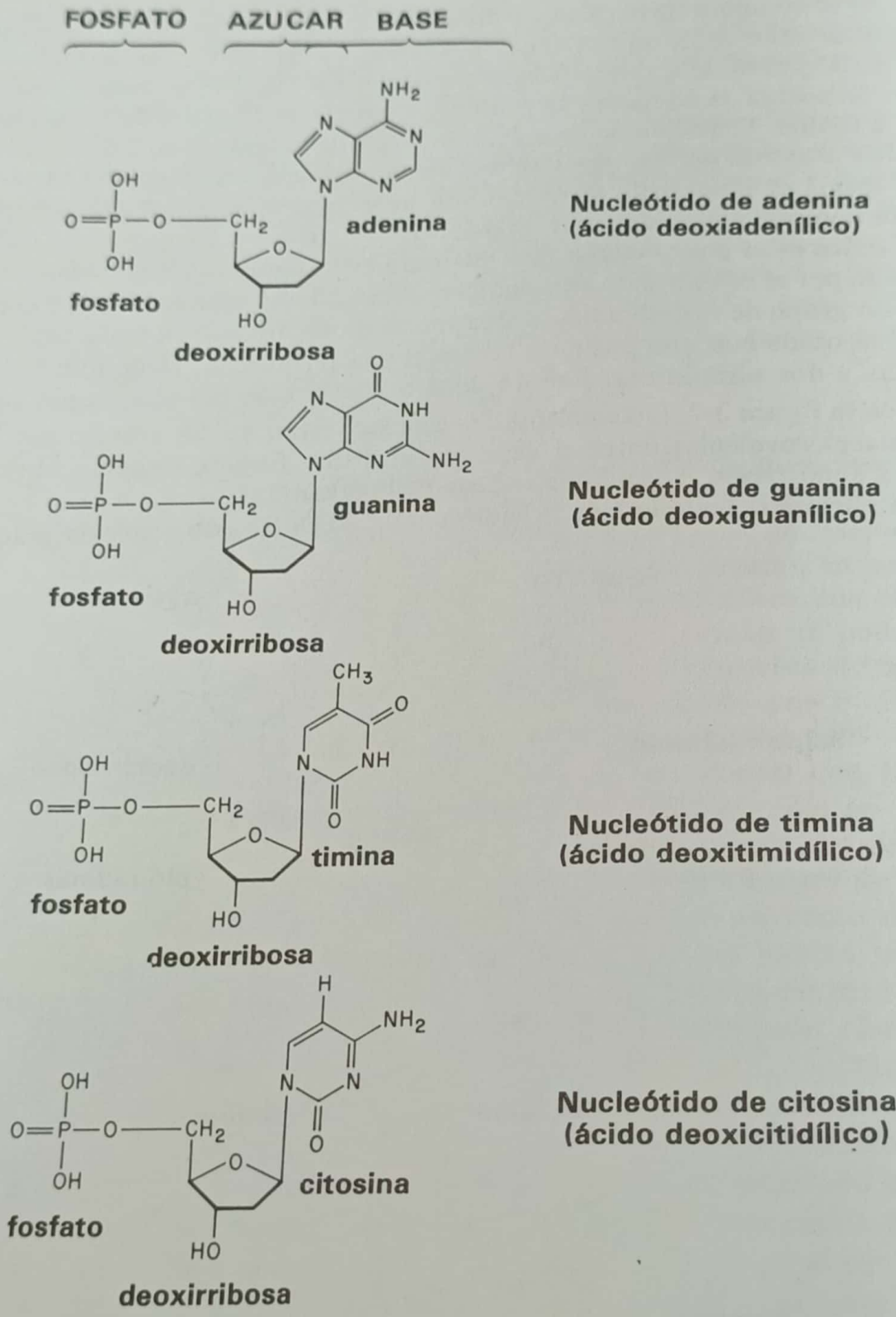


Figura 3-7. Los cuatro nucleótidos en el ADN.

Escaneado con CamScanner

los estudios de difracción de rayos X (Wilkins) y a los análisis químicos de su composición (Watson y Crick). Según estas investigaciones, la molécula de ADN no es simplemente una cadena polinucleótida, sino una doble cadena helicoidal (Fig. 3.13), en la cual los nucleótidos de bandas distintas estan unidos (apareados) entre sí por puentes de hidrógeno entre sus bases. Estas uniones son siempre de una purina con una pirimidina (para ser más precisos, de la adenina con la timina y de la guanina con la citosina, (Fig. 3.8)).

La figura 3.9 representa un segmento de la molécula de ADN.

Si llegados a este punto se nos pregunta qué es un gen, sólo podremos contestar que es parte del ADN. De hecho podríamos decir algo más sobre el ADN, pero nada más sobre el gen ¿Es éste un nucleótido? Por lógica no, puesto que solamente hay cuatro nucleótidos diferentes, y los genes tienen una variación considerablemente mayor de lo que eso implica. Por el mismo motivo, tampoco puede ser el equivalente de un par de nucleótidos ya que, tomando incluso sus recíprocos, sólo hay cuatro pares diferentes: adenina y timina, timina y adenina, guanina y citosina, citosina y guanina. Por otro lado, el ADN (o alguna parte de él) debe ser capaz de duplicarse para cumplir los requerimientos específicos de la mitosis y la meiosis. Nuestra comprensión de los detalles de estos procesos se ha visto facilitada notablemente por la investigación sobre la acción y sobre las funciones del gen. Sabemos que un gen puede influir en el fenotipo, pero, ¿cómo se las arregla para ejercer su influencia?

La función del gen

Parte de la información inicial sobre la función del gen se obtuvo de los estudios sobre el ser humano. Dos enfermedades hereditarias, la alcaptonuria y la fenilcetonuria, apuntan hacia la misma conclusión general sobre la función del gen. El síntoma de la alcaptonuria es que la orina de una persona enferma se torna negra al quedar expuesta al aire. Esto es debido a la presencia en la orina de los alcaptonúricos de una sustancia poco común, el ácido homogentísico, del cual carece la persona normal. La presencia de este ácido en la orina denota un simple defecto metabólico por el cual las personas afectadas carecen del enzima necesario para convertir el ácido homogentísico en ácido acetoacético, siendo este último un compuesto corrientemente hallado en la orina de las personas normales. De lo cual podría deducirse que la diferencia genética entre personas normales y alcaptonúricos se reduce a la presencia en las primeras de un enzima que está ausente en las últimas.

La fenilcetonúria (PKU) es una enfermedad que ha sido muy estudiada en estos últimos tiempos y que apunta hacia un defecto similar. En este caso, la persona normal posee un enzima que convierte la fenilalanina en tirosina. Las personas que carecen de ese enzima acumulan cantidades excesivas de fenilalanina en su flujo sanguíneo y excretan con la orina un subproducto de la fenilalalina conocido como ácido fenilpirúvico. Las personas normales no excretan

Escaneado con CamScanner

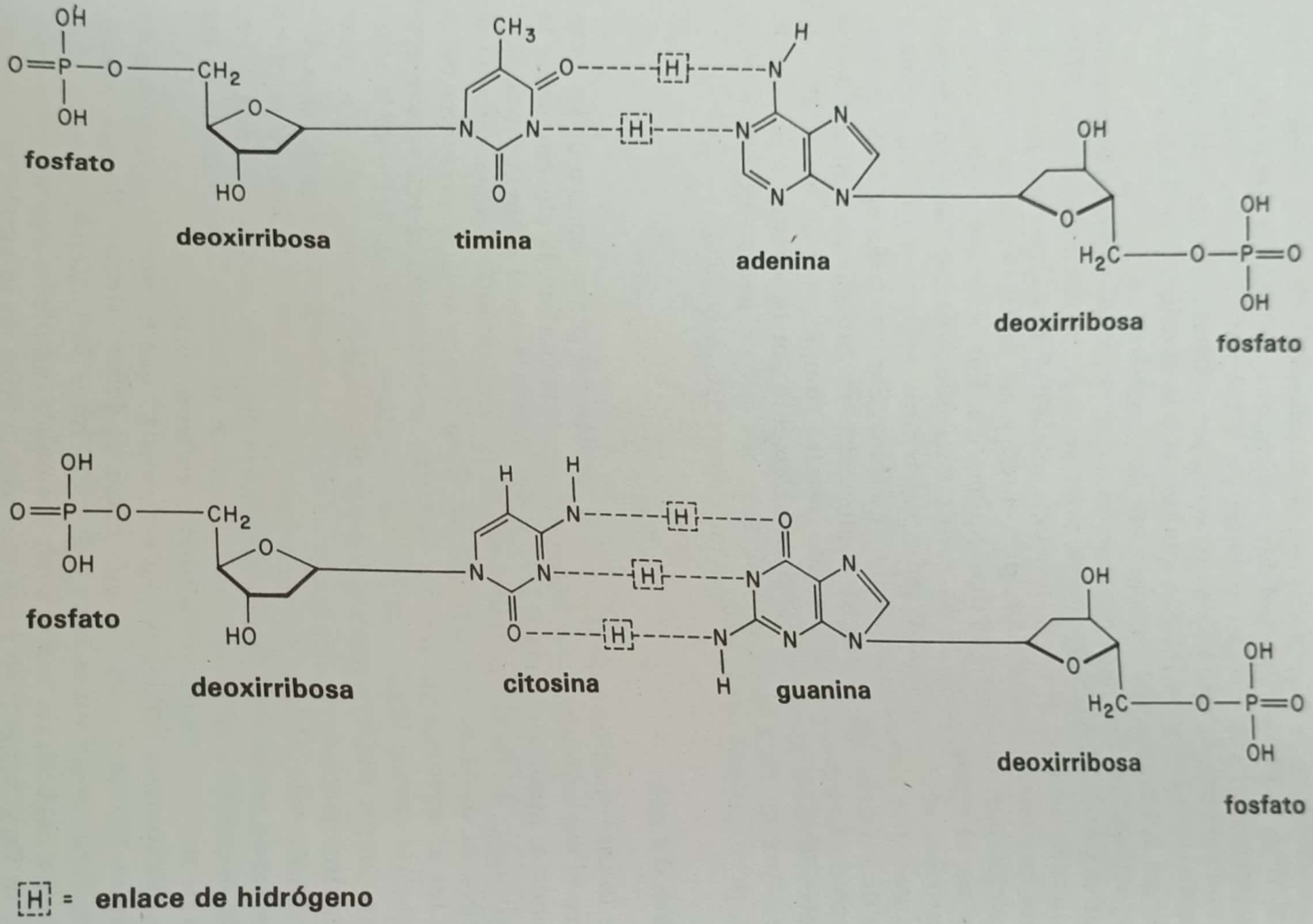


Figura 3-8. Comparación de las dos uniones de pares nucleótidos.

Escaneado con CamScanner

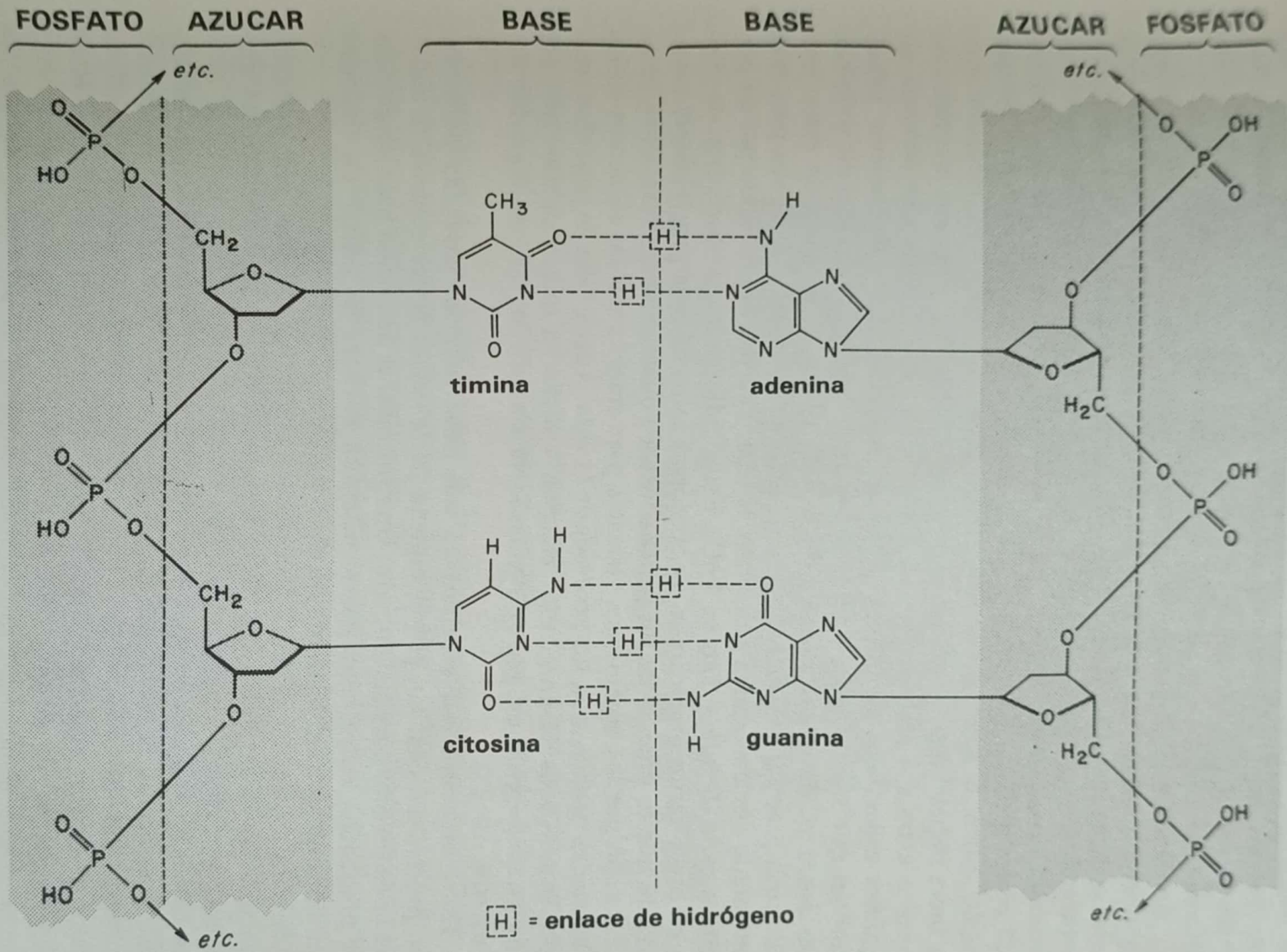


Figura 3-9. Secuencia de dos pares de nucleótidos.

Escaneado con CamScanner

esta sustancia. Los síntomas asociados con la PKU son más graves que los de la alcaptonuria. Los fenilcetonúricos son siempre deficientes mentales, con tendencia a una epidermis clara y cabello rubio. Si la PKU se detecta lo bastante pronto, el enfermo puede mejorar sometiéndolo a una dieta baja en fenilalanina.

En relación con la fenilcetonuria cabe observar que, al igual que la alcaptonuria, la enfermedad es debida a la ausencia de un enzima específico. Esta conclusión se ha visto confirmada por los trabajos efectuados sobre uno de los organismos responsables del moho del pan, la *Neurospora*. Este organismo presenta varias características que le convierten en material particularmente útil en los estudios de genética. Sin entrar en más detalle, podemos simplemente indicar que se han obtenido varias cepas de *Neurospora* mediante mutaciones inducidas por radiación, y que muchas de las cepas son incapaces de llevar a cabo sus actividades metabólicas normales debido a la carencia de enzimas específicos identificables. La investigación sobre *Neurospora* indicó también que existía una relación unívoca entre gen y enzima, o en términos más amplios, de que el proceso de la vida podía ser considerado como una secuencia gradual de acontecimientos físico-químicos en el que cada paso está controlado por un enzima específico, el cual, a su vez, es producido por un gen determinado (Beadle y Tatum, 1941). Estas indicaciones se observaron de nuevo en otros varios organismos, llegándose a la conclusión generalmente aceptada de que la función de los genes consiste en controlar las reacciones llevadas a cabo por los organismos vivientes para transformar los alimentos en las substancias necesarias a los procesos de la vida. Aparte pues de pequeños retoques, la hipótesis de un gen un enzima, o dicho en otras palabras, que por cada enzima existe un gen controlando su síntesis, ha sido ampliamente demostrada.

Estos experimentos suministran una base empírica para una definición más precisa del gen. Un gen es aquella parte del ADN que controla la elaboración de un enzima determinado. Una vez más, la definición hace surgir nuevas preguntas; entre ellas ¿cómo elaboran enzimas los genes? La respuesta requiere que veamos primero que es un enzima.

ENZIMAS Y DEMAS PROTEINAS. En primer lugar los enzimas son proteínas cuya función es la regulación de la secuencia y ritmo de las reacciones químicas, y por tanto, son indispensables en cualquier reacción biológica. Además de los enzimas existe otra clase de proteína, la llamada proteína estructural, presente en la estructura de las paredes de la célula, tejido conjuntivo, músculo, hemoglobina, colágeno, etc. Las diferencias entre enzimas y proteínas estructurales son esencialmente funcionales. Estructuralmente, ambas están compuestas por los mismos tipos de moléculas, dispuestas de idéntica forma general. Estas semejanzas estructurales sugieren la posibilidad de que los genes funcionen para fabricar proteínas. La abundancia de pruebas a favor de esta posibilidad hace que la hipótesis mencionada de "un gen un enzima"

Escaneado con CamScanner

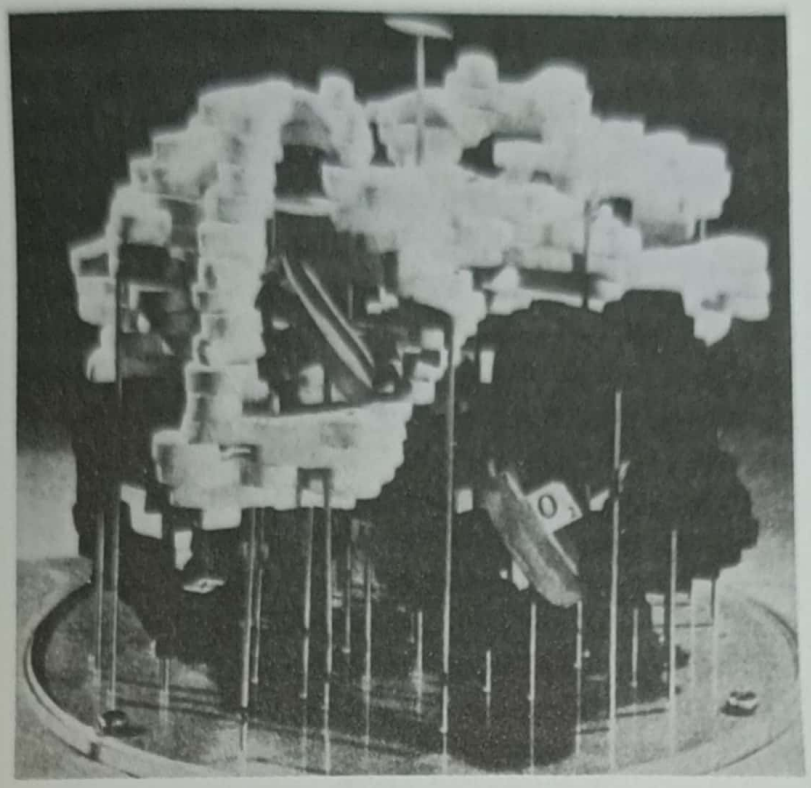


Figura 3-10. Modelo de molécula de la hemoglobina del caballo. (Según V.M. Ingram, The Hemoglobin in Genetics and Evolution, copyright 1963; cortesía Columbia University Press.)

se quede corta. De ahí que la pregunta más amplia ¿Qué es una proteína? debiera ser discutida antes de volver al problema de su producción por los genes.

HEMOGLOBINA. Las proteínas son demasiado complejas para ser descritas directamente; es necesario desmontarlas y volverlas a juntar antes de poder comprender el detalle de su estructura. El modelo de una proteína estructural como la hemoglobina, representado en la figura 3-10, nos permite observar que el contorno de la superficie de la molécula se presenta sumamente retorcido y doblado sobre sí mismo. Esta forma sinuosa es característica de todas las moléculas de hemoglobina. Las proteínas tienen sus propias formas distintivas, las cuales se suponen que sean en alto grado responsables de las propiedades específicas de cada una de ellas. Es decir, que en el caso de la hemoglobina, se considera que todas las moléculas de hemoglobina normal tienen las mismas configuraciones de superficie, y por eso, la misma cantidad y tipo de cargas eléctricas en las superficies expuestas, las cuales, a su vez, son responsables de las propiedades físico-químicas particulares de la hemoglobina.

La distribución de las cargas eléctricas en la superficie de la molécula está controlada, no obstante, por algo más que la simple configuración de la

Escaneado con CamScanner

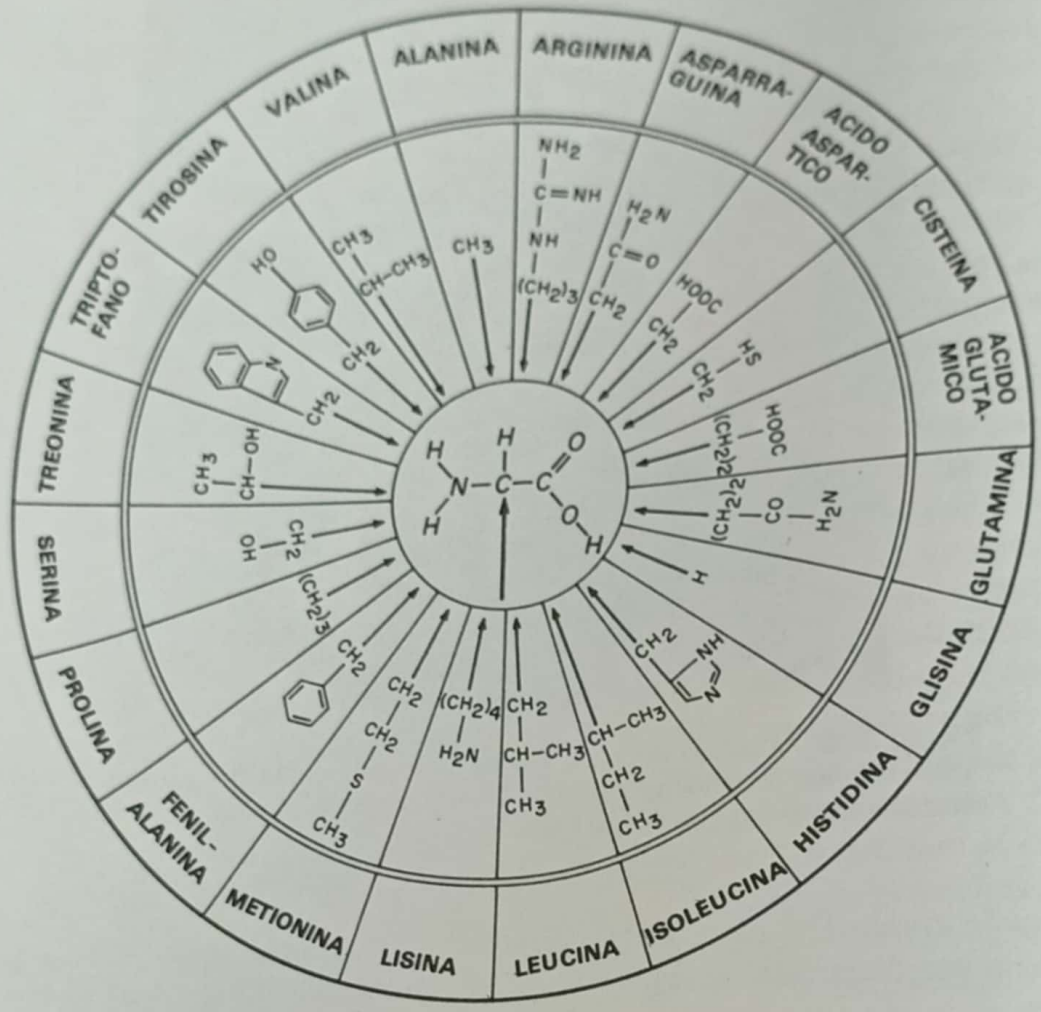


Figura 3-11. Núcleo común de la estructura aminoácida y cadena lateral distintiva para cada aminoácido.

estructura externa. En efecto, es claro que también intervienen los componentes que forman la macromolécula. La estructura de la superficie de la molécula de hemoglobina está determinada por uniones moleculares que unen entre sí a las largas cadenas que forman la mayor parte del material hemoglobínico. Pero si se rompe esos ligamentos (y sin preocuparse de su composición), se observa que la molécula está formada por cuatro cadenas, y no por una sola y larga cadena como podía esperarse. Nuevas técnicas de laboratorio extraordinariamente perfeccionadas han permitido examinar la composición de esas cadenas. Así, en la estructura de la hemoglobina se ha podido observar que las cuatro cadenas son, de hecho, dos pares de cadenas gemelas, un par de cadenas alfa y un par de cadenas beta. Cada cadena presenta una torsión helicoidal, y las moléculas que forman la cadena son aminoácidos. Todos los aminoácidos comparten un esquema molecular común. Hay veinte clases diferentes

Escaneado con CamScanner

de aminoácidos y cada uno añade una configuración molecular distintiva al esquema común (Figura 3-11). Los aminoácidos están unidos entre sí por fuertes enlaces peptídicos, y es por ello que las cadenas de aminoácidos son llamadas *cadenas polipeptídicas*.

Así, pues, la hemoglobina está formada de dos pares de cadenas polipeptídicas: una cadena alfa de 141 aminoácidos; una cadena beta de 146. En las hemoglobinas humanas normales los aminoácidos están dispuestos en una secuencia idéntica (Figura 3-12). No todas las proteínas están formadas como la hemoglobina por cuatro cadenas polipeptídicas —algunas tienen solamente una, otras tienen más de cuatro. Sin embargo, todas las proteínas están básicamente constituídas de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos. Cada cadena está retorcida helicoidalmente y presenta una configuración de superficie doblada distintiva.

Ultimamente se ha hecho patente que los genes regulan directamente la construcción de cadenas polipeptídicas. Sigue sin aclarar, sin embargo, cómo se juntan las cadenas para formar macromoléculas. Lo que sí es evidente es que la hipótesis "un gen un enzima" debe ser generalizada, no simplemente a "un gen una proteína", sino aún más ampliamente a "un gen una cadena polipeptídica". Esto implica una modificación de nuestra definición del gen; a estas alturas, es evidentemente más correcto definir el gen como aquella parte del ADN que controla la formación de una cadena polipeptídica determinada. De ahí que la relación antes establecida se modifique como sigue:

MEDIO AMBIENTE

Gen ⟶ Cadena polipeptídica ⟶ Carácter

Nuestra atención se centra ahora en la cuestión de cómo producen los genes cadenas polipeptídicas.

DUPLICACION. Los genes tienen dos funciones: 1) su propia duplicación y 2) la regulación de la construcción de cadenas polipeptídicas. Como ya se ha indicado, Watson y Crick (1953) establecieron la teoría generalmente aceptada del ADN. Ellos mismos explicaron cómo el ADN se copia a sí mismo en el proceso de mitosis y de meiosis, sugeriendo que las cadenas complementarias de una molécula de ADN se desdoblan a la altura de los puntos de unión de los enlaces de hidrógeno y cada cadena actúa entonces como una línea de ensamblaje para la construcción de dos moléculas de ADN (una por cadena) idénticas entre sí y con respecto a la secuencia original de pares de nucleótidos. Esto es lo que ocurre, por ejemplo, con el par adenina-timina. Una vez desdobladas sus cadenas en la molécula de ADN, la adenina "aceptará" la timina, y únicamente ella, entre los nucleótidos disponibles como subproductos metabólicos en el medio ambiente nuclear; mientras que en la otra cadena, el nucleótido portador de timina solamente aceptará adenina. Este proceso extre-

Escaneado con CamScanner

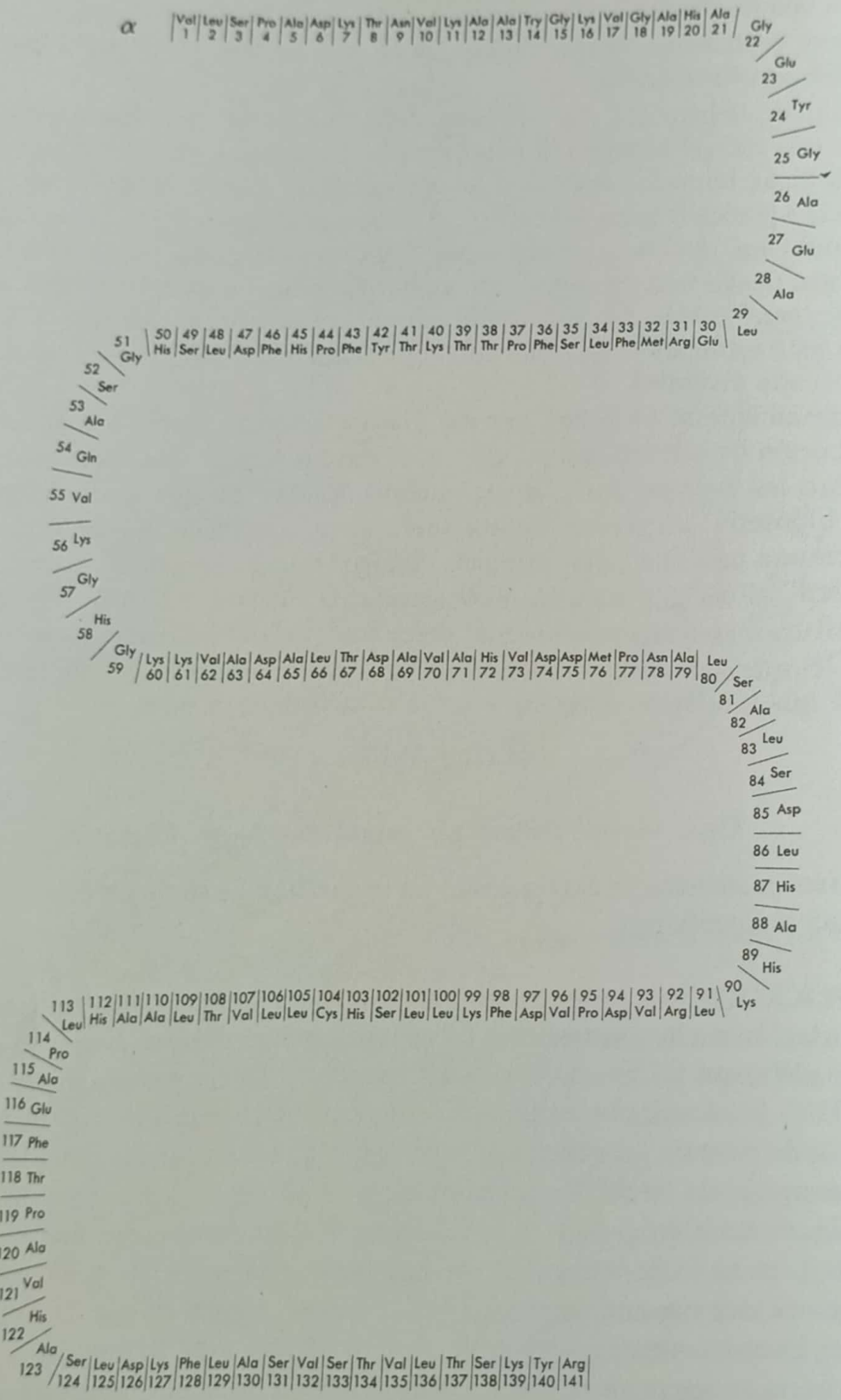


Figura 3-12 (A) Secuencia de aminoácidos en la cadena alfa de la hemoglobina normal.

Escaneado con CamScanner

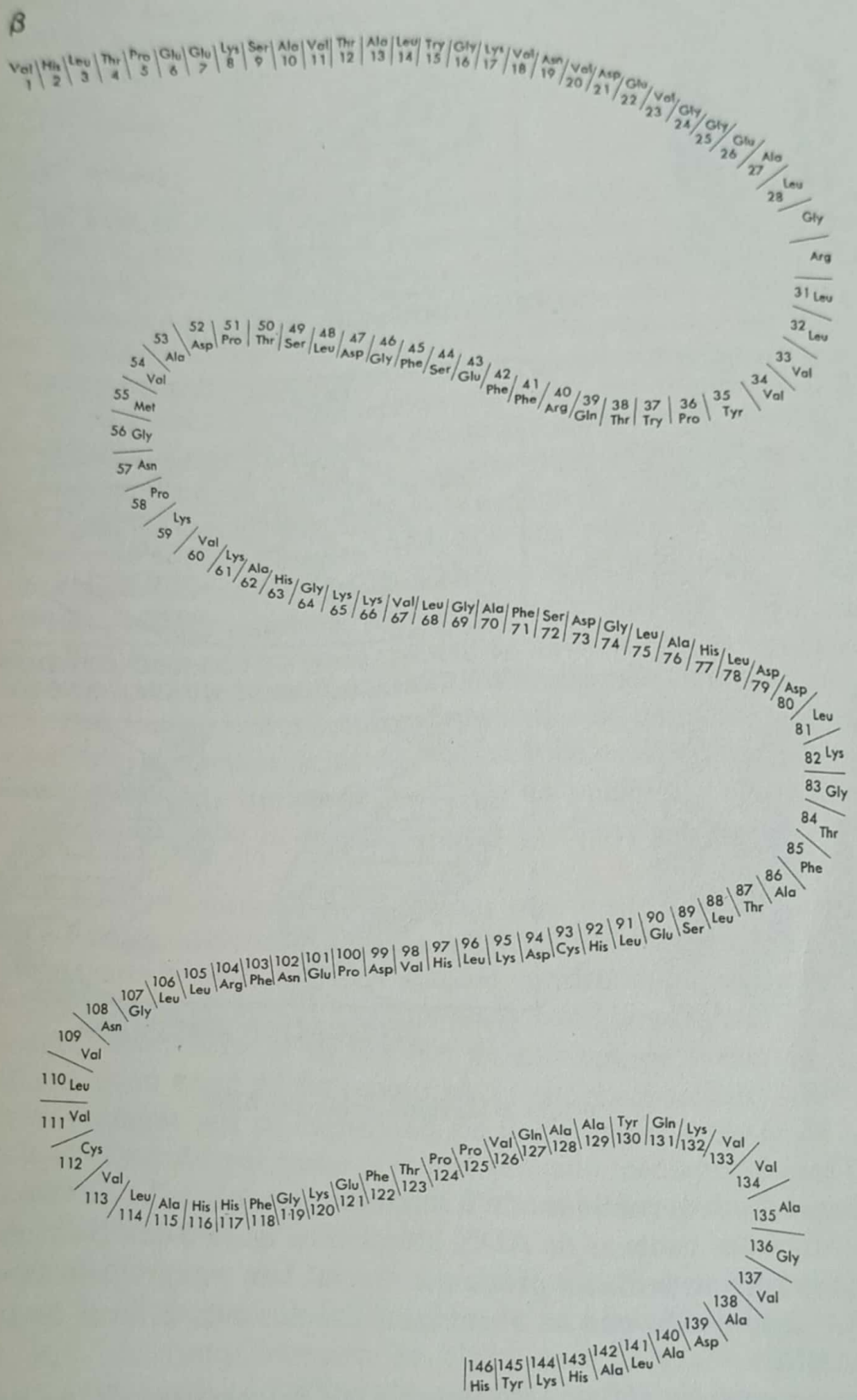


Figura 3-12 (B) Secuencia de aminoácidos en la cadena beta de la hemoglobina normal.

Escaneado con CamScanner

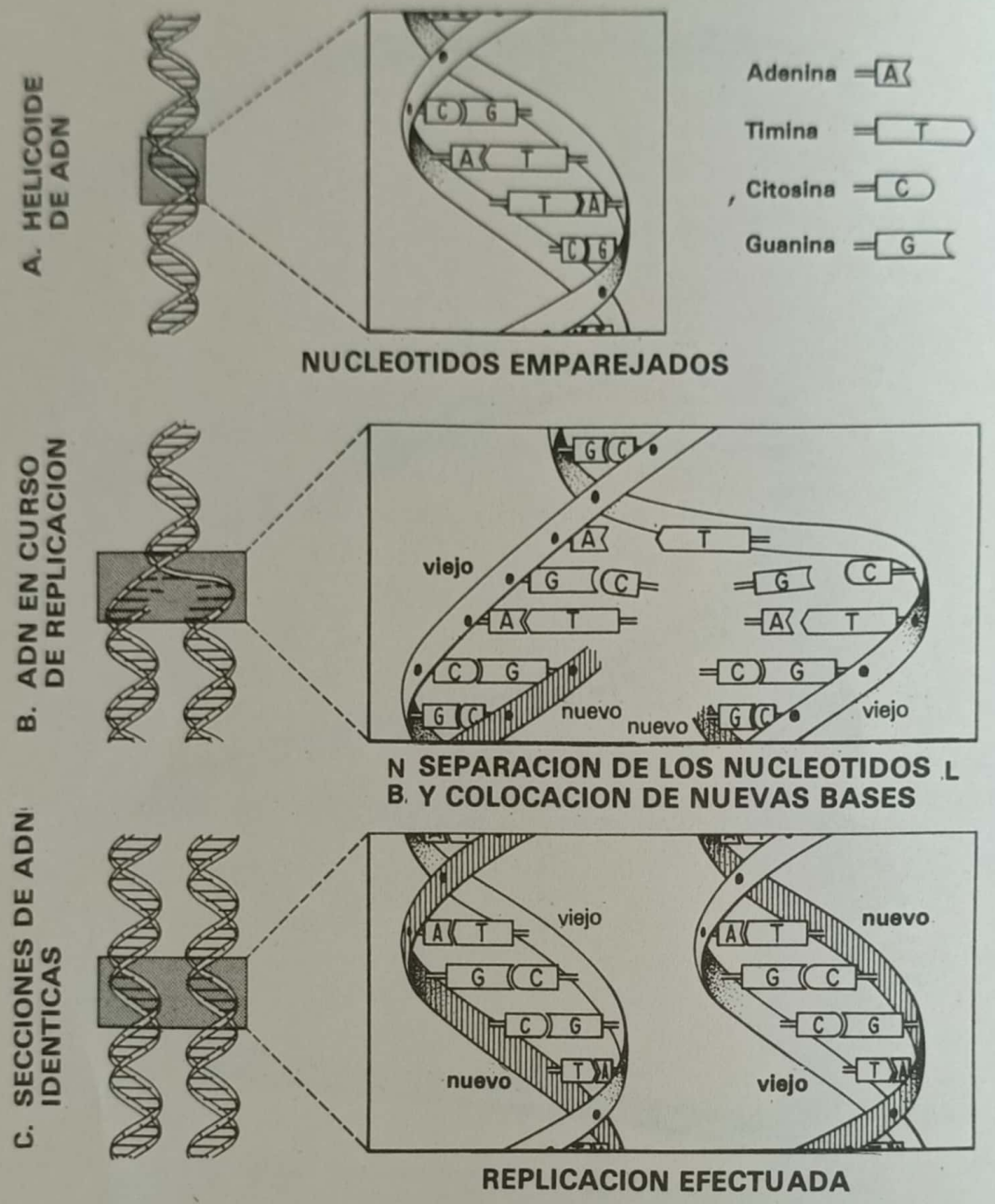


Figura 3-13. Replicación del ADN.

madamente selectivo, continuando a lo largo de ambos lados de una cadena de ADN, produce dos cadenas de ADN idénticas (Figura 3-13). Numerosos experimentos efectuados desde su propuesta inicial han comprobado la validez de esta teoría permitiendo que se alcanzasen conclusiones a favor de la duplicación del ADN.

Al querer explicar cómo controla el ADN la construcción de una cadena polipeptídica, el primer obstáculo con que se tropieza es esencialmente espacial; desde hace tiempo se sabe que la síntesis de la proteína ocurre en el citoplasma en partículas conocidas como ribosomas, mientras que el ADN está situado en el núcleo de la célula y está aislado del citoplasma mediante la

Escaneado con CamScanner

membrana nuclear. La pregunta entonces es: ¿Cómo puede el DNA influir en la elaboración de proteínas en el citoplasma?

ARN

Se ha arrojado algo de luz sobre la estructura del ADN y el modo en que se duplica a sí mismo, pero aún no se ha prestado atención en este capítulo a la multitud de reacciones que se sabe ocurren fuera del núcleo. Dado que es en los ribosomas donde ocurre la síntesis de las proteínas, que es precisamente el proceso que estamos estudiando, parece apropiado empezar por ellos. Los ribosomas están formados por dos principales componentes moleculares: 1) proteína, y 2) una cadena polinucleótida curiosamente semejante al ADN, aunque no idéntica. La parte protéica puede ser ignorada ya que lo que nos interesa de la proteína es su síntesis. Los nucleótidos de la cadena ribosómica consisten en componentes iguales a los de la cadena de ADN: una molécula de ácido fosfórico, un azúcar llamado ribosa, y una purina o pirimidina. Las purinas son idénticas a las que se encuentra en el ADN: adenina y guanina. Las pirimidinas contienen citosina, pero en lugar de timina, las cadenas polinucleótidas ribosómicas contienen la pirimidina uracilo. Esto y otros atributos que consideramos más adelante distiguen claramente esta cadena polinucleótida del ADN. Por derivación del nombre de la molécula de azúcar, este tipo de cadena ha recibido el nombre de ácido ribonucléico o ARN. En la figura 3-14 se compara un nucleótido timina de ADN con un nucleótido uracilo de ARN; nótese las diferencias entre la desoxirribosa y la ribosa y entre la timina y el uracilo.

El ARN puede encontrarse en cualquier otra parte del citoplasma. Este ARN soluble o de transferencia (ARNs o ARNt) es idéntico al ARN ribosómico en sus componentes básicos. El ARN soluble consiste en cortas cadenas polinucleótidas con funciones específicas que serán consideradas más adelante. De momento debe mencionarse el significado de una tercera forma de ARN que puede hallarse tanto en el núcleo como en el citoplasma. Este ARN de tipo particular se distingue por su capacidad de poder pasar a través de la membrana nuclear, actuando por tanto como el vehículo mediante el cual la información genética es llevada al citoplasma. Por eso se llama a esa tercera clase de ARN el *ARN mensajero* (ARNm).

El ADN junto con las tres formas de ARN constituyen el utillage básico empleado por la célula para la fabricación de una proteína. La totalidad del proceso no está aún completamente en claro, pero su secuencia principal es conocida. El ADN produce ARNm de una manera sorprendentemente semejante a la que emplea en duplicarse a sí mismo. El ARNm se divide en cortos fragmentos y cada uno de ellos puede muy bien corresponder a un gen, pero en cualquier caso, debe subrayarse que un fragmento de ARNm es el comple-

Escaneado con CamScanner

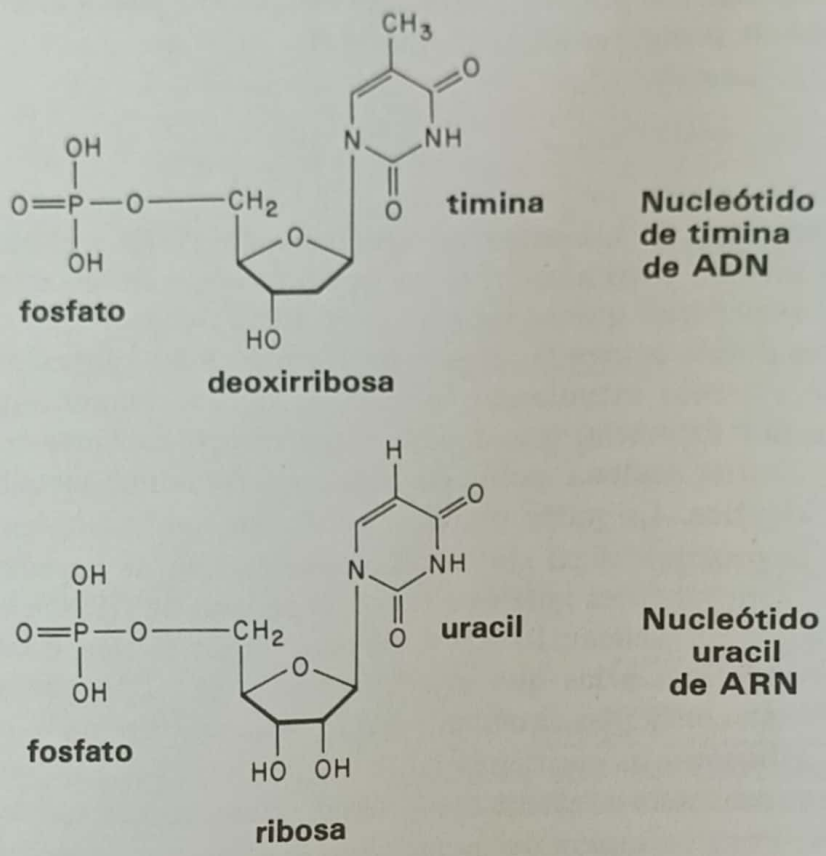


Figura 3-14. Comparación de un nucleótido timina de ADN con un nucléotido uracilo de ARN.

mento exacto del patrón ADN sobre el cual se ha formado, tal como en la duplicación del ADN. Los dos procesos se diferencian por la sustitución de desoxirribosa y de timina por ribosa y uracilo en la síntesis del ARNm y también en que el ARNm es una cadena simple de nucleótidos y no una secuencia de nucleótidos apareados, como es el caso del ADN.

Los pequeños fragmentos de ARNm penetran en el citoplasma, donde se convierten en lugares de fijación para uno o más ribosomas. Los ribosomas están generalizados en un sentido; cualquier ribosoma es capaz de fijarse a cualquier fragmento de ARNm y llevar a cabo su función. Puede decirse que los ribosomas actúan como la cabeza magnética de un magnetofón. "Auscultan" las "pulsaciones" de la secuencia nucleótida del ARNm, localizando la ubicación para su transferencia a una cadena polipeptídica. La construcción de una secuencia de aminoácidos requiere la solución de un problema de selección y de un problema de activación. Esto es, en el ribosoma cada aminoácido en particular debe ser seleccionado, colocado en su sitio y añadido al segmento ya formado. La selección de los aminoácidos apropiados se hace a partir de la "auscultación" por el ribosoma de la cadena polinucleótida del ARNm ya que este último es una transcripción del ADN. La instalación y conexión del ami-

Escaneado con CamScanner

noácido la afectúa el ARNs. Hay veinte clases diferentes de ARNs, cada una de ellas construida de manera que pueda unirse a una clase, y sólo una, de aminoácido. Los aminoácidos entran en el citoplasma como subproductos alimenticios de un organismo y penetran en la célula simplemente como aminoácidos libres. Cada tipo determinado de ARNs se une a su aminoácido específico, lo cual hace que el aminoácido sea activado para su misión en la biosíntesis de una cadena polipeptídica y reciba la energía necesaria para desempeñar este papel. El proceso de activación se conoce con cierto detalle, pero no será tratado aquí.

Es así cómo el ADN produce el ARNm y que éste entra en el citoplasma. Los ribosomas interpretan las instrucciones genéticas del ARNm y escogen una secuencia determinada de aminoácidos unidos y moléculas activadas del ARNt. Los aminoácidos son colocados en su sitio y reunidos al ribosoma, el cual desplaza la longitud total de la cadena del ARNm, produciendo con ello una cadena polipeptídica completa (Figura 3-15).

Código genético

Ya se aludió antes a la acción del ARN ribosómico, similar a la de la cabeza de un magnetofón, captando los impulsos suministrados por el ARNm por transcripción directa del ADN en el núcleo. Prosiguiendo la analogía puede considerarse al ADN como una serie de instrucciones codificadas en la secuencia de las purinas y las pirimidinas con lo que queda especificada la secuencia de los aminoácidos que deben unirse entre sí para formar una cadena polipeptídica. Desde este punto de vista parece entonces lógico averiguar la naturaleza del código; es decir, cómo codifica el ADN un determinado aminoácido. Procederemos solamente por razonamiento lógico. Una unidad codificadora de ADN, es decir, un codón, consta necesariamente de más de un nucleótido, puesto que sólo hay cuatro nucleótidos, y evidentemente, cuatro entidades tomadas por separado no pueden codificar veinte aminoácidos diferentes. Tampoco bastan las parejas de nucleótidos, puesto que las cuatro entidades pueden solamente formar dieciseis pares diferentes. Por consiguiente se requerirá un mínimo de tres nucleótidos. Ahora bien, si se considera que cuatro nucleótidos diferentes pueden ser ordenados en sesenta y cuatro tripletes frente a los veinte aminoácidos, infaliblemente surgirá la pregunta ¿son superfluos algunos tripletes? Es decir, ¿hay más de un código triplete que especifique el mismo aminoácido? ¿Están algunos tripletes desprovistos de significado alguno? ¿Contiene el ADN códigos para otras clases de información?

El código genético ha podido ser descifrado, en gran parte gracias al perfeccionamiento de las técnicas que permiten destruir las paredes de la célula, y sin dañar el contenido celular, extraer y analizar los ingredientes básicos de las células vivas, a saber, el ARNm, el ARNt, los ribosomas, los aminoácidos, y los enzimas. En un medio exterior a la célula, el proceso normal de la sín-

Escaneado con CamScanner

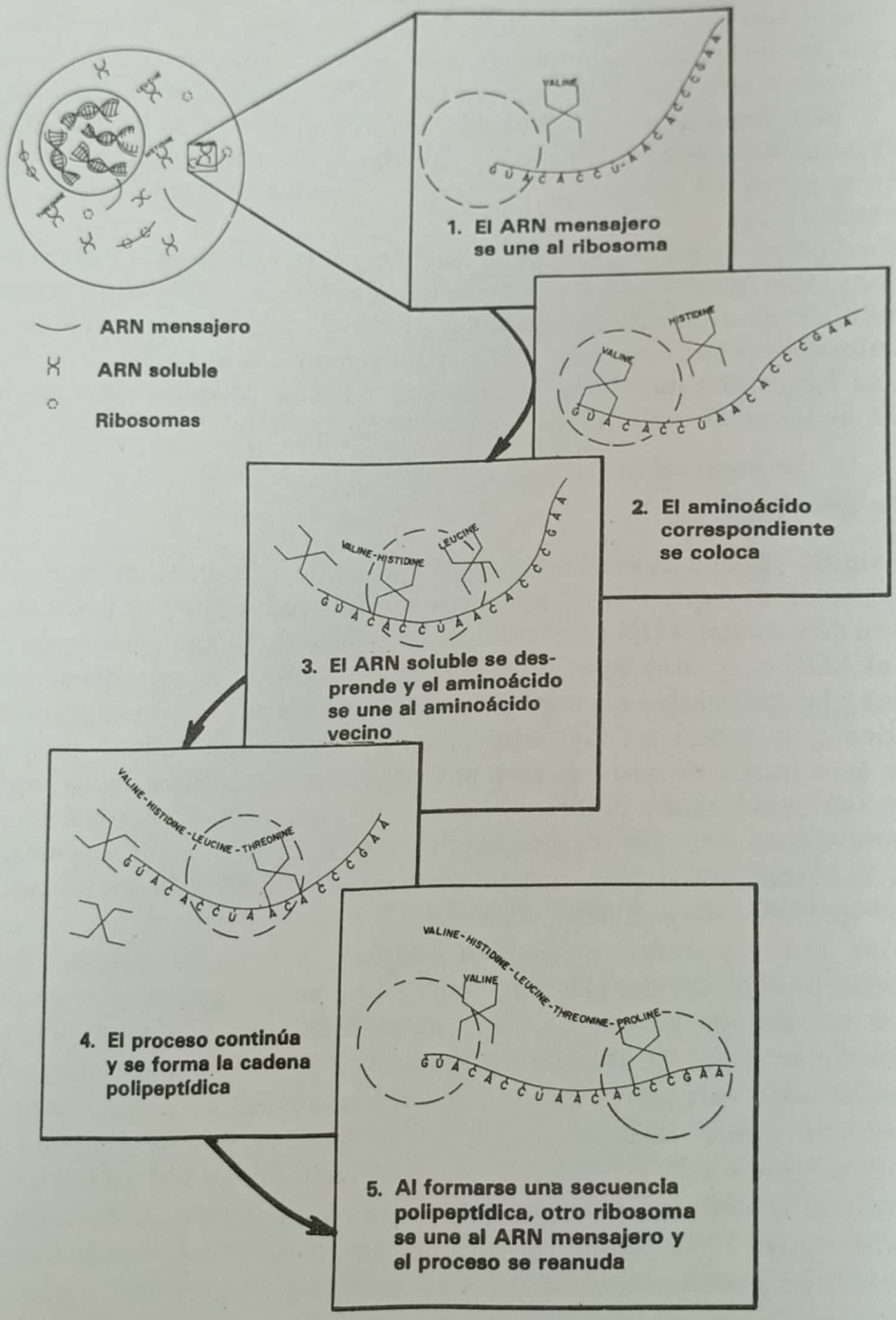


Figura 3-15. Etapas de la síntesis de una cadena polipeptídica. La ilustración muestra la colocación de los cinco primeros aminoácidos en la cadena beta de la hemoglobina humana.

Escaneado con CamScanner

tesis de la proteína se detiene muy rápidamente debido a que el ARNm es rápidamente consumido y no existe ADN para producir nuevas bandas de aquél. No obstante, es posible hacer la síntesis artificial del ARNm a partir de secuencias conocidas de purina-pirimidina, y este ARN sintético puede ser introducido en el medio externo a la célula para que actúe como ARNm. En el primer experimento de este tipo se introdujo un ARNm sintético consistiendo totalmente en nucleótidos de uracilo y se observó que estimulaba la producción de una cadena polifenilalanina. Suponiendo que el código genético consiste en secuencias triplete, entonces se deduce que el codón del ARNm para la fenilalanina es U-U-U, y llevando estas deducciones aún más lejos, añadiremos que el codón de ADN para la fenilalanina es A-A-A. Ulteriormente se ha podido observar cómo añadiendo un ARNm sintético consistiendo de nucleótidos de adenina, sólo se producía polilisina y que si el ARN consistía de guanina solamente, se producía poliglicina, y finalmente que cuando se añadían cadenas de ARN de nucleótidos de sólo citosina al medio externo a la célula, se obtenían cadenas de aminoácido poliprolina.

El ARNm fue sintetizado en diversas combinaciones triplete, y el código genético es hoy día conocido con detalle (Tabla 3-4). La observación de la tabla revela que el código es reiterativo, es decir, el mismo aminoácido puede ser codificado por más de un triplete. De igual forma puede observarse que dos tripletes (U-A-A y U-A-G) no codifican ningún aminoácido. Estos tripletes "inútiles" parecen ser el equivalente de un punto en la secuencia del código genético, dando fin a la síntesis del ARNm sobre el módulo ADN. Volviendo ahora a la tabla 3-4, y con un conocimiento del código genético, podemos inferir la secuencia precisa de las purinas y pirimidinas en el ARNm que forma la cadena beta de la hemoglobina humana.

Resumen de genética molecular y bioquímica

Acabamos de examinar en sus grandes rasgos la naturaleza de los componentes físicos del material genético, lo cual nos ha permitido apreciar la trascendente aportación de la biología molecular y de la bioquímica en el conocimiento del gen. En resumen hemos visto que: 1) el ADN es el material genético; 2) el ADN consiste en una larga cadena helicoidal de nucleótidos apareados; 3) los pares de nucleótidos se separan en el proceso de la duplicación del ADN, y las dos superficies expuestas sirven de módulos para la construcción de dos cadenas idénticas, cumpliendo de esta manera con los requerimientos estructurales implícitos en la mitosis; 4) el ADN especifica la secuencia de los aminoácidos en la biosíntesis de las cadenas polipeptídicas, las cuales, a su vez, constituyen los componentes primarios de las proteínas. Para cumplir esta función, el ADN produce ARN mensajero, el cual, al penetrar en el citoplasma, dirige la actividad del ARN soluble hacia los lugares celulares de la síntesis proteínica: los ribosomas; 5) las especificaciones del

Escaneado con CamScanner

Tabla 3-4 El código genético

AMINOACIDO	CODIGO TRIPLETE DEL ARNM 1° 2° 3°
1. Alanina (Ala)	G — C — C
	G — C — U
	G — C — A
	G — C — G
2. Arginina (Arg)	C — G — C
	C — G — U
	C — G — A
	C — G — G
	A — G — A
	A — G — G
3. Asparagina (Asp-NH_2)	A — A — U
	A — A — C
4. Acido Aspártico (Asp)	G — A — U
	G — A — C
5. Cisteína (Cys) (Cis)	U — G — U
	U — G — C
6. Acido Glutámico (Glu)	G — A — A
	G — A — G
7. Glutamina (Glu-NH_2)	C — A — A
	C — A — G
8. Glicina (Gly) (Gli)	G — G — C
	G — G — U
	G — G — A
	G — G — G
9. Histidina (His)	C — A — C
	C — A — U
10. Isoleucina (Ileu)	A — U — C
	A — U — U
11. Leucina (Leu)	U — U — A
	U — U — G
	C — U — U
	C — U — C
	C — U — A
	C — U — G
12. Lisina (Lys) (Lis)	A — A — A
	A — A — G
13. Metionina (Met)	A — U — A
	A — U — G
14. Fenilalanina (Phe) (Fen)	U — U — U
	U — U — C
15. Prolina (Pro)	C — C — C
	C — C — U
	C — C — A
	C — C — G
16. Serina (Ser)	U — C — C
	U — C — U
	U — C — A
	U — C — G
	A — G — U
	A — G — C
17. Treonina (Thr) (Tre)	A — C — C
	A — C — U
	A — C — A
	A — C — G
18. Tritófano (Try) (Tri)	U — G — A
	U — G — G
19. Tirosina (Tyr) (Tir)	U — A — C
	U — A — U
20. Valina (Val)	G — U — C
	G — U — U
	G — U — A
	G — U — G
sin aminoácido	U — A — A
	U — A — G

*G= Guanina, C= Citosina, U= Uracilo, A= Adenina.

Escaneado con CamScanner

ADN están codificadas en secuencias triplete de nucleótidos. Las secuencias triplete del ARNm que especifican aminoácidos determinados forman el código genético.

Un examen de los elementos de genética mendeliana nos hizo ver que las leyes de la herencia atañen a todos los seres vivientes. De igual forma, a niveles de organización molecular y bioquímica, el proceso de la vida para todos los organismos consiste en una complicada serie de reacciones químicas inducidas y sostenidas por los recursos alimenticios disponibles, y controladas y dirigidas por enzimas. Por supuesto, no todos los organismos han sido estudiados, pero gracias a los que sí lo han sido, se hace cada vez más patente que el proceso descrito se aplica a todos ellos, del más simple al más complejo.

Este breve repaso de los adelantos de la genética molecular y de la genética bioquímica debería dejar bien sentado que cada vez que nuestra capacidad de ampliar nuestro conocimiento por medio de la lógica alcanza un límite, se hace entonces indispensable recurrir a nueva información. En este terreno y en el de la genética mendeliana, la adquisición de nueva información generalmente implica experimentación. Pero dado que el objeto principal del estudio de la antropología física es el hombre y que éste no se presta a la experimentación ¿cómo puede la genética mejorar nuestros conocimientos de la evolución y variación humanas? O a la inversa, ¿cómo pueden ser estudiados los seres humanos para obtener mayor información genética? Esta pregunta es del máximo interés para los genetistas humanos. La genética de poblaciones proporciona abundantes datos respecto a ambos problemas y es por ello que constituye una base de interés común para la genética humana y la antropología física.

GENETICA DE POBLACIONES

Poblaciones naturales y poblaciones experimentales

Las familias constituyen, como ya se ha visto, las unidades ideales de observación en nuestro afán de ampliar nuestros conocimientos en genética. En genética experimental el investigador puede resolver rápidamente determinadas incógnitas mediante la constitución de familias artificiales. De esta forma hemos profundizado considerablemente en la genética de los guisantes, de la piña, de los pequeños animales domésticos, de las aves de corral, etc. Todos esos organismos pueden ser objeto de experimentación genética. No así (afortunadamente) con el hombre, razón por la cual nuestros conocimientos en genética humana están relativamente atrasados. El atraso sería aún mayor si no fuera por el paralelismo observado entre familias y poblaciones en muchos aspectos. Esta relación entre familias y poblaciones constituye la base de la genética de poblaciones.

Escaneado con CamScanner

Genéticamente hablando, las poblaciones naturales difieren de las poblaciones experimentales en dos aspectos fundamentales, a saber, que en las primeras 1) la distribución de los genes y genotipos, es decir, la estructura genética, no se conoce, y 2) el sistema de apareamiento no está controlado. La genética de poblaciones se ocupa de la determinación de la estructura genética de las poblaciones naturales y de los factores que mantienen o alteran su estructura genética.

Ley del equilibrio de Hardy-Weinberg

Un principio fundamental de la investigación genética de poblaciones naturales establece que, partiendo de una hipótesis dada, las proporciones de genotipos permanecerán constantes de generación en generación. Poco tiempo después del redescubrimiento de los trabajos de Mendel en 1900, comenzó a circular la teoría según la cual los genes dominantes cada vez van imponiéndose más y a la larga terminan por borrar de la existencia a sus respectivos alelos recesivos. Esta doctrina, conocida como *genofagia*, estaba equivocada. Aplicando la ley de probabilidades a ciertos aspectos de las leyes de Mendel, Hardy, un matemático y Weinberg, un físico, pudieron establecer que contrariamente a la teoría de la genofagia, las frecuencias de los genes y la proporción de genotipos en una población alcanzarán y conservarán un nivel de equilibrio estable tras una generación de apareamiento al azar. Este es el enunciado de la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg. Como ejemplo ilustrativo podemos volver a la tabla 3-3 y considerar que la población en ella representada acaba de aparearse en los nueve modos diferentes que se indican. En primer lugar puede observarse que en los padres, los alelos A y a ocurren con igual frecuencia y, puesto que solamente hay dos alelos, sus frecuencias deben totalizar la unidad. Es decir que si p es la frecuencia de A y q la de a podemos generalizar la aplicación a todos los casos haciendo

$$p = \frac{AA + Aa/2}{AA + Aa + aa} \qquad \text{y} \qquad q = \frac{aa + Aa/2}{AA - Aa + aa}$$

Si las implicaciones de la genofagia fueran válidas, debería producirse un incremento de dominantes (en este caso genotipos portadores de A) en la descendencia. Sin embargo, si cada apareamiento produce cuatro hijos, entonces, de acuerdo con las leyes de Mendel, la descendencia se distribuiría como se indica en la tabla 3-5. Si comparamos la distribución de alelos en los padres con la distribución de alelos en los hijos, es evidente que las frecuencias no han cambiado y, por tanto, en cada generación

$$\begin{aligned} p &= 0{,}50 \\ q &= 0{,}50 \\ p + q &= 1 \end{aligned}$$

Escaneado con CamScanner

Pero, ¿y los genotipos? De los padres, un tercio son *AA*, un tercio *Aa* y un tercio *aa*; mientras que de los hijos, un cuarto son *AA*, una mitad son *Aa* y un cuarto son *aa* ¿Qué sucede en las generaciones siguientes? Hardy y Weinberg pudieron demostrar que por cualquier valor de p y q, en una población apareada al azar, los genotipos se mantendrán en la proporción de p^2 (*AA*) a $2pq$ (*Aa*) a q^2 (*aa*). Por consiguiente, y siempre que se observe la condición de apareamiento al azar, la próxima generación de genotipos y todas las siguientes respetarán la proporción del 25 por ciento *AA*, 50 por ciento *Aa* y 25 por ciento *aa*. Para este locus genético bajo estas condiciones, se dice que la población está en equilibrio genético.

Tabla 3-5 Distribución de los genotipos en la descendencia suponiendo cuatro descendientes por tipo de apareamiento

TIPO DE APAREAMIENTO			GENOTIPOS EN LA DESCENDENCIA		
♂		♀	*AA*	*Aa*	*aa*
AA	×	*AA*	4		
AA	×	*Aa*	2	2	
AA	×	*aa*		4	
Aa	×	*AA*	2	2	
Aa	×	*Aa*	1	2	1
Aa	×	*aa*		2	2
aa	×	*AA*		4	
aa	×	*Aa*		2	2
aa	×	*aa*			4
Total			**9**	**18**	**9**

Apareamiento al azar y apareamiento selectivo

El apareamiento al azar, mencionado como una condición necesaria para el equilibrio especificado por la ley de Hardy-Weinberg, es sólo uno de los diversos factores que se precisan para cumplir plenamente con los requisitos lógicos y matemáticos de la ley. Antes de introducir una definición del apareamiento al azar, sería conveniente suministrar unos cuantos ejemplos del apareamiento selectivo y de sus consecuencias sobre las proporciones de genotipos. Consideremos, por ejemplo, una población que permita el matrimonio solamente entre personas iguales en algunos rasgos biológicos. De hecho, aunque menos rígidamente definido, este tipo de matrimonio existe en nuestras sociedades en las cuales tiende a casarse gente no sólo de la misma raza, sino que, dentro de la misma raza, tienden a casarse individuos iguales respecto a la estatura, inteligencia y determinados rasgos de personalidad. Para ilustrar los efectos de este tipo de apareamiento selectivo nos ceñiremos al

Escaneado con CamScanner

caso más extremo de que únicamente los individuos iguales pueden casarse y en el que "igualdad" debe entenderse en términos de genotipos. Volviendo a la situación considerada en la tabla 3-5, vemos que bajo el sistema selectivo, por el cual solamente los individuos genotípicamente iguales para este locus pueden casarse, sólo puede haber tres tipos de apareamiento. Suponiendo que cada tipo produce cuatro descendientes, las proporciones de genotipo que se pueden esperar se expresan en la tabla 3-6.

Tabla 3-6 Distribución previsible de genotipos en la descendencia bajo apareamiento selectivo positivo y completo

TIPO DE APAREAMIENTO			GENOTIPOS EN LA DESCENDENCIA		
♂		♀	*AA*	*Aa*	*aa*
AA	×	*AA*	4		
Aa	×	*Aa*	1	2	1
aa	×	*aa*			4
Total			5	2	5

Esta forma de apareamiento selectivo se denomina apareamiento selectivo positivo, y por la tabla puede verse que su efecto en la distribución de los genotipos en la progenie es el de incrementar la proporción de genotipos homocigotos, y recíprocamente, el de disminuir la proporción de heterocigotos. En el sistema inverso o apareamiento selectivo negativo, por el cual los individuos genotípicamente iguales no se pueden casar, las proporciones de heterocigotos y de homocigotos son respectivamente superior e inferior a las que se podría esperar bajo un equilibrio genético (Tabla 3-7).

Tabla 3-7 Distribución previsible de genotipos en la descendencia bajo apareamiento selectivo negativo y completo

TIPO DE APAREAMIENTO			GENOTIPOS EN LA DESCENDENCIA		
♂		♀	*AA*	*Aa*	*aa*
AA	×	*Aa*	2	2	
AA	×	*aa*		4	
Aa	×	*AA*	2	2	
Aa	×	*aa*		2	2
aa	×	*AA*		4	
aa	×	*Aa*		2	2
Total			4	16	4

Los datos de la tabla deben considerarse como límites extremos en lo que se refiere a poblaciones humanas. En la medida en que el apareamiento selec-

Escaneado con CamScanner

tivo sucede en el hombre, ocurre como una *tendencia* de los individuos semejantes a unirse en el apareamiento positivo o a eludirse en el apareamiento negativo. Si estas tendencias involucran rasgos heredados, el efecto es el mismo: el apareamiento selectivo positivo altera las previsiones de equilibrio al incrementar la proporción de homocigotos, y el apareamiento selectivo negativo al incrementar la proporción de heterocigotos.

Otra forma de apareamiento selectivo de notable interés para el antropólogo físico es la unión consanguínea o matrimonio entre parientes biológicos. En muchas sociedades humanas se da preferencia al matrimonio entre primos, y por esta razón la frecuencia de matrimonios consanguíneos es considerablemente mayor de la que cabría esperarse del azar. Las personas emparentadas comparten una ascendencia común más próxima que las personas no emparentadas y, por tanto, son, con más frecuencia, iguales en lo que toca a rasgos genéticos. Por consiguiente, el efecto de la unión consanguínea es el mismo que el del apareamiento selectivo positivo: la homocigosidad aumenta. La unión no consanguínea tiene un efecto similar al del apareamiento selectivo negativo.

En resumen, puede describirse el fenómeno de apareamiento al azar como la ausencia de cualquier tendencia sistemática en el proceso de selección del apareamiento dentro de una población. Una población se aparea al azar respecto a un rasgo determinado si los individuos seleccionan su pareja independientemente de que posea o no dicho rasgo. Cualquier desviación del apareamiento al azar altera la distribución equilibrada de genotipos especificada por la ley de Hardy-Weinberg; sin embargo, una sola generación de apareamiento al azar restaura el equilibrio. De hecho, lo que Hardy y Weinberg demostraron fue que la estructura genética de las poblaciones no cambia a menos que una fuerza les obligue a ello. Así pues, del punto de vista evolutivo, una población sin cambios permanecerá estable. En este aspecto, una población natural puede ser considerada como una unidad evolutiva de integración, como una unidad con significado biológico. Esto quizás sea demostrable por otros medios, pero la ley de Hardy-Weinberg establece la base lógica que permite incorporar estas propiedades a las leyes de la genética mendeliana y pasar a la investigación de la genética de grupos naturales. Desde el punto de vista de la antropología física, esto plantea el problema de la identificación de las fuerzas, aparte del apareamiento selectivo, que pueden causar cambios en las estructuras genéticas de las poblaciones y la perspectiva de su solución mediante el estudio de los grupos humanos. Como ya ha sido indicado, el proceso evolutivo completo puede ser considerado como la acumulación de cambios en la estructura genética de las poblaciones, y a partir de esta definición, parece lógico que a las fuerzas que causan estos cambios se las llame mecanismos evolutivos. Estos ocupan un lugar preeminente en la genética de poblaciones.

Escaneado con CamScanner

Mecanismos evolutivos

¿Qué otros factores pueden introducir cambios en las estructuras genéticas de las poblaciones? Dos de ellos ya han sido identificados: 1) el apareamiento selectivo que modifica las frecuencias de los genotipos y 2) las mutaciones que modifican las estructuras físicas de los genes. Conjuntamente, ambos cambios, a saber, las modificaciones de la forma y las modificaciones de la frecuencia, son, vistos en una perspectiva temporal, la esencia misma de la evolución.

Los factores causales de las modificaciones mencionadas son llamados mecanismos evolutivos. Son mecanismos evolutivos, por tanto, la mutación y el apareamiento selectivo, como igualmente lo son la selección natural, la deriva genética y el flujo génico.

SELECCION NATURAL. En el capítulo 1 la selección natural fue definida como el primer mecanismo conocido de la evolución, descrito en detalle por Darwin hace más de cien años. Se recordará que la selección, tal como Darwin la presentaba, puede ser considerada como un módulo ambiental de fluctuación contínua, cuya forma determina en un momento dado el perfil de variación en las especies vivientes. En cualquir especie, los individuos con atributos que no se amoldan al módulo dejan menos descendencia que aquellos que se amoldan. Así la variación de la especie va perfilándose gradualmente a fin de satisfacer los requisitos de la selección. Por esto, desde el punto de vista de la selección, el único criterio que permite medir el grado de adaptación de una especie es el número de descendientes producido y de quienes depende la reproducción de nuevas generaciones.

Esta es una explicación, a nivel de población, del orígen de las especies por selección natural. Pero por centrarse en los cambios generacionales más amplios, no responde a la pregunta que nuestra comprensión de la selección, en base a nuestros conocimientos en genética, nos induce a formular ¿cómo afecta la selección natural la estructura genética de las poblaciones? En contraste con la respuesta generalizada de Darwin, la respuesta de la genética de poblaciones moderna brinda más detalle.

Considérese nuevamente A y a. Partiendo de los supuestos: 1) la población se aparea al azar para este locus, y 2) al inicio cada alelo se presenta con la misma frecuencia, se ve que:

$$\underset{AA\ (p^2) = 0{,}25}{p = 0{,}50} \qquad \underset{Aa\ (2pq) = 0{,}50}{q = 0{,}50} \qquad aa\ (q^2) = 0{,}25$$

De este modo se conoce la estructura genética de la población. Por otra parte, la frecuencia de cada tipo de apareamiento puede ser determinada por una simple aplicación de la ley de probabilidades: la tasa de ocurrencia de un acontecimiento compuesto es el producto de las frecuencias de acontecimiento de sus componentes. Puesto que la frecuencia de los genotipos AA es p^2, en-

Escaneado con CamScanner

tonces en una población apareada al azar la frecuencia de las uniones *AA* x *AA* es $p^2 \times p^2 = p^4$. Las frecuencias de todos los apareamientos posibles son dadas en la tabla 3-8.

Tabla 3-8 Frecuencias de los tipos de apareamiento bajo condiciones de apareamiento al azar

TIPO DE APAREAMIENTO ♂	♀	FRECUENCIAS DE GENOTIPO			DE TIPO DE APAREAMIENTO
AA	*AA*	p^2	$\times$ p^2	$=$	p^4
AA	*Aa*	p^2	$\times$ $2pq$	$=$	$2p^3q$
AA	*aa*	p^2	$\times$ q^2	$=$	p^2q^2
Aa	*AA*	$2pq$	$\times$ p^2	$=$	$2p^3q$
Aa	*Aa*	$2pq$	$\times$ $2pq$	$=$	$4p^2q^2$
Aa	*aa*	$2pq$	$\times$ q^2	$=$	$2pq^3$
aa	*AA*	q^2	$\times$ p^2	$=$	p^2q^2
aa	*Aa*	q^2	$\times$ $2pq$	$=$	$2pq^3$
aa	*aa*	q^2	$\times$ q^2	$=$	q^4

La selección natural puede alterar la estructura genética de una población, a un nivel cualquiera. Sus efectos se observarán principalmente sobre los genotipos. Dadas las suposiciones de nuestro ejemplo, podemos ver que, con respecto a la distribución de genotipos, la selección natural es capaz de ejercer su influencia de cualquier de las cuatro formas siguientes: 1) en contra del homicigoto; 2) en contra del homocigoto y del heterocigoto; 3) en contra de ambos homocigotos, y 4) en contra del heterocigoto.

Selección en contra de un homocigoto.— Consideremos ahora un caso simple en el cual individuos de un genotipo homocigoto, por ejemplo *aa*, son estériles, es decir que son tan rigurosamente seleccionados en contra, que no dejan progenie. Entonces, de los nueve tipos posibles de unión, solamente cuatro producen descendencia, o dicho de otra manera, de cada 100 uniones solamente un 56,25 por ciento dejan descendencia (Tabla 3-9).

Tabla 3-9 Tipos de apareamiento produciendo descendencia bajo selección completa en contra de un homocigoto (*aa*)

TIPO DE APAREAMIENTO ♂	♀	FRECUENCIA	FRECUENCIA SE SUPONE $p = q = 0{,}50$
AA	*AA*	p^4	.0625
AA	*Aa*	$2p^3q$	.1250
Aa	*AA*	$2p^3q$	.1250
Aa	*Aa*	$4p^2q^2$	.2500
Total			**.5625**

Escaneado con CamScanner

Suponiendo que cada uno de los tipos de apareamiento sea igualmente productivo, entonces la tabla 3-10 indica el número de descendientes por genotipo previsto para cada 100 apareamientos. El efecto es claro: no solamente se ve reducida la proporción de genotipos *aa*, sino que la frecuencia del alelo *a* se ve reducida de igual forma. Los valores de p y q son:

$$p = \frac{100\ (AA) + 50\ (Aa)}{225} = 0{,}67 \quad \text{y} \quad q = \frac{25\ (aa) + 50\ (Aa)}{225} = 0{,}33$$

Empezando con estas frecuencias alteradas y continuando bajo las mismas condiciones, las generaciones subsiguientes mantendrán la tendencia. Los cuatro tipos de apareamiento que producen descendencia representan ahora el 79,40 por ciento de todos los apareamientos posibles en la población (Tabla 3-11).

Tabla 3-10 Distribución previsible de genotipos en la descendencia por 100 apareamientos bajo selección completa en contra del genotipo *aa*

TIPO DE APAREAMIENTO ♂	♀	FRECUENCIA	DESCENDIENTES POR GENOTIPO (SUPONIENDO 4 HIJOS POR APAREAMIENTO) *AA*	*Aa*	*aa*
AA	*AA*	.0625	25		
AA	*Aa*	.1250	25	25	
Aa	*AA*	.1250	25	25	
Aa	*Aa*	.2500	25	50	25
Total			**100**	**100**	**25**

Tabla 3-11 Distribución previsible de tipos de apareamiento y genotipos en la descendencia, con $p = 0{,}67$; $q = 0{,}33$ y bajo selección completa en contra del genotipo *aa*

TIPO DE APAREAMIENTO ♂	♀	FRECUENCIA		DESCENDIENTES POR GENOTIPO (SUPONIENDO 4 HIJOS POR APAREAMIENTO) *AA*	*Aa*	*aa*
AA	*AA*	p^4	2015	80		
AA	*Aa*	$2p^3q$	.1985	40	40	
Aa	*AA*	$2p^3q$	.1985	40	40	
Aa	*Aa*	$4p^2q^2$	.1955	20	40	20
Total			**.7940**	**180**	**120**	**20**

Así pués, el numero de descendientes producidos es aumentado, la proporción de ambos individuos *aa* y *Aa* es reducida y la frecuencia génica de *a*

Escaneado con CamScanner

es reducida de 0,33 a 0,25. Los cambios en las frecuencias de p y q en las tres generaciones se resumen en la tabla 3-12.

Tabla 3-12 Tres generaciones de frecuencias génicas bajo selección completa en contra los genotipos *aa*

		Generación		
		1 →	2 →	3
p	=	.50	.67	.75
q	=	.50	.33	.25

Se ha instaurado la tendencia que continuará tanto tiempo como duren las condiciones causales. La estructura genética de la población arrastra sistemáticamente cada generación hacia una mayor proporción de alelos *A* y hacia un aumento de la homocigosis *AA*. Debe subrayarse, no obstante, que incluso con esta intensidad de selección, el ritmo con el que prosiguen estos acontecimientos declina con cada generación y, por este motivo, se necesitan muchas generaciones de intensa acción selectiva para eliminar un alelo completamente (Figura (3-16). Aunque es de hecho verdad que en el hombre se eliminan en cada generación algunas condiciones homocigóticas de forma similar a la del ejemplo dado, para la inmensa mayoría de loci genéticos la presión de selección es aparentemente más suave y queda reflejada sólo en ligeras diferencias en las contribuciones de genotipos determinados en la siguiente generación. Los efectos son a veces tan sutiles que no pueden ser detectados de inmediato. En circunstancias normales, el ritmo de cambio por generación por locus genético (es decir, por evolución), es más lento, y se precisa de muchas generaciones para eliminar un alelo.

Selección en contra de un homocigoto y del heterocigoto.— Solamente una forma de selección logra alterar rápidamente la estructura genética de una población: la selección en contra de un alelo en ambos genotipos. Bajo estas condiciones, si la selección es complea, entonces el alelo será eliminado al término de una generación. Entre la selección completa en contra del homocigoto y la selección completa en contra de un homocigoto y el heterocigoto, existe una selección intermedia: la selección completa en contra de un genotipo y la selección parcial en contra del otro. Por ejemplo, la selección completa en contra de un homocigoto y selección parcial en contra del heterocigoto. Si la selección es completa en contra, digamos, de *aa* y parcial en contra de *Aa*, entonces los heterocigotos producen menos descendientes que los monocigotos *AA*. Naturalmente, la tendencia será de incrementar las frecuencias del alelo *A* y de los genotipos *AA*, estableciéndose el ritmo del aumento en un término intermedio entre el ritmo correspondiente a la selección completa en contra solamente del homocigoto y el de la selección completa en contra del heterocigoto y de un homocigoto (Figuras 3-17 y 3-18).

Escaneado con CamScanner

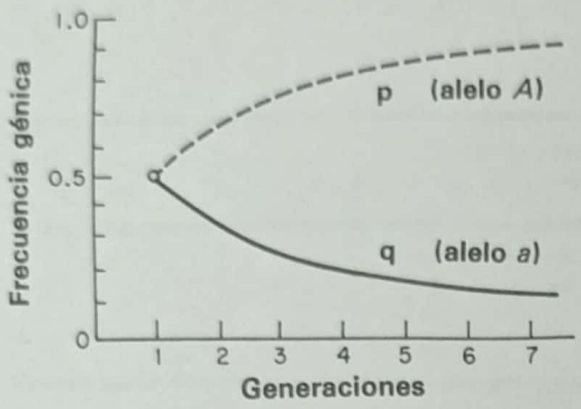


Figura 3-16. Selección completa de un homocigoto (aa) con iguales frecuencias de los alelos al comienzo.

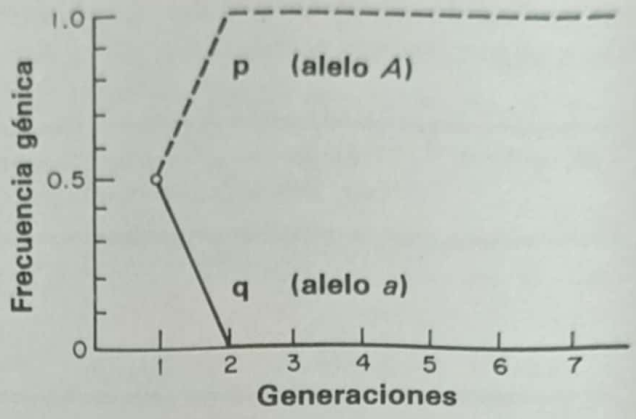


Figura 3-17. Selección completa contra un homocigoto (aa) y el heterocigoto (Aa).

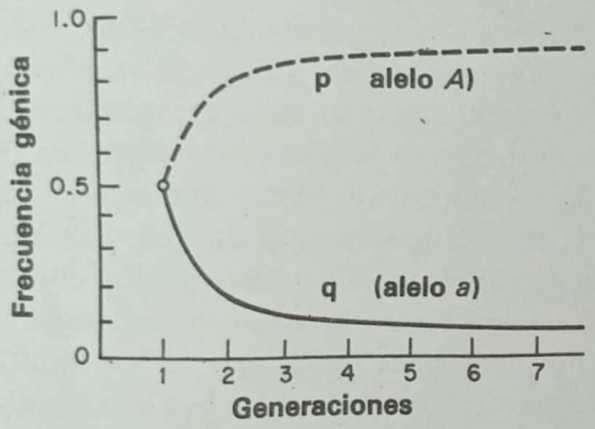


Figura 3-18. Selección completa contra un homocigoto (aa) y selección parcial contra el heterocigoto (Aa).

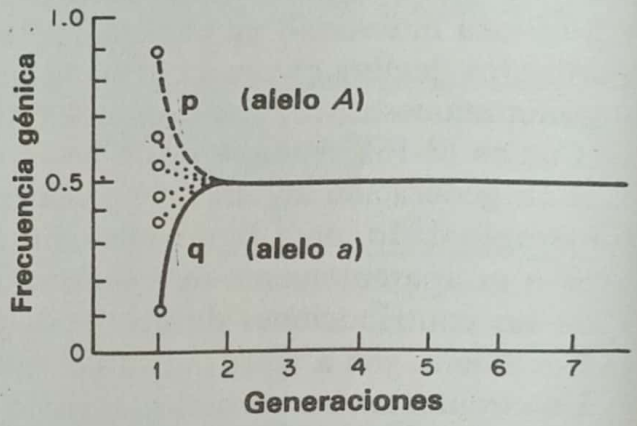


Figura 3-19. Selección completa contra ambos homocigotos (AA y aa) con diversas frecuencias al principio para A y a.

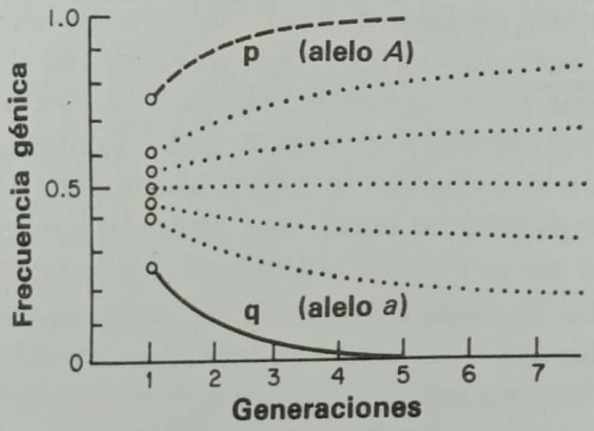


Figura 3-20. Selección completa contra el heterocigoto (Aa) con diversas frecuencias al principio para A y a.

Escaneado con CamScanner

Selección en contra de ambos homocigotos. La selección completa en contra de *ambos* homocigotos, o dicho en otras palabras, la selección favoreciendo solamente a los organismos heterocigotos, tiene sólo un tipo significativo de apareamiento: *Aa* x *Aa*, condiciones éstas tendentes al equilibrio; cualesquiera que sean los valores de p y q en la población emparentada, una vez que estas condiciones prevalecen, las frecuencias del gen para p y para q se ajustan a 0,50 en una generación y permanecen en dicho nivel tanto como duren las condiciones. Por otra parte, las frecuencias del genotipo permanecen en los niveles p^2 (*AA*), $2pq$ (*Aa*) y (*aa*). Esta situación tiene varias implicaciones interesantes, pero el punto más notable es que la selección puede actuar para mantener la variabilidad genética de una población. La selección no siempre actúa eliminando alelos y genotipos; es decir, no siempre necesita actuar reduciendo la variación genética de una población.

Selección en contra del heterocigoto. Bajo selección completa en contra del heterocigoto, son productivos cuatro tipos de apareamiento:

♂		♀
AA	x	*AA*
AA	x	*aa*
aa	x	*AA*
aa	x	*aa*

En este caso el efecto de la selección depende de los valores de p y q en el momento en que empiezan las condiciones selectivas. Si p y q son iguales, es decir, $p = 0{,}50$ y $q = 0{,}50$, entonces la estructura genética de la población permanece constante y continuará permaneciendo en este equilibrio tanto tiempo como las condiciones sigan siendo las mismas. Si, en cambio p y q no son iguales, entonces la selección completa en contra del heterocigoto provoca un incremento constante en el alelo que es más frecuente al inicio y en su genotipo homocigoto. El ritmo al cual ésto ocurre depende de los valores iniciales de p y de q; en general, cuanto más parecidas sean las frecuencias iniciales, tanto más lento será el aumento en el alelo más frecuente (Figura 3-20).

Según se desprende de los dos casos que acabamos de mencionar, la selección es capaz de producir efectos que pueden parecer imposibles a primera vista. Por una parte, la selección en contra de ambos homocigotos produce un equilibrio con altas y constantes frecuencias de genotipos estériles en cada generación. Por otra parte, la selección contra el genotipo heterocigótico, si las frecuencias iniciales no son iguales, producirá la eliminación de un alelo que en lo demás es selectivamente equivalente a su forma alternante. La situación se complica muy rápidamente cuando se investiga más allá del simple caso dado en el ejemplo. Así, la selección puede actuar directamente sobre los tipos de apareamiento, como es el caso del sistema sanguíneo Rh del hombre. Las hembras Rh negativo pueden concebir hijos Rh positivo. Cuando esto

Escaneado con CamScanner

ocurre, la madre produce anticuerpos ante la sangre de sus hijos ¿Cuáles son en este caso los efectos de la selección? Respecto a la descendencia, la selección se presenta en contra del heterocigoto, visto que la madre Rh negativo pueden concebir solamente hijos Rh positivo heterocigotos. En cambio, respecto a la madre, la selección se presenta en contra de un homocigoto. El sistema Rh será estudiado en mayor detalle en el capítulo 8. Su mención aquí ha tenido por objeto la simplificación del tema expuesto. Como ya hemos visto, la selección natural actúa favoreciendo elementos y combinaciones de elementos de variabilidad genética que mejoran, o al menos mantienen, la adaptación, y por otro lado, rechazando otros elementos y combinaciones de elementos. En esta actividad la selección está limitada por la cantidad de variabilidad disponible. Si la cantidad no es adecuada, la población se extingue. Pero, ¿de dónde viene la variabilidad genética? O, dicho en otras palabras, ¿qué fuente suministra sus materias primas a la selección natural? La respuesta es la mutación genética, otro mecanismo de la evolución.

MUTACION.* Todo cambio en la estructura de un gen se llama una mutación. La mayoría de las mutaciones son producidas por uno de los siguientes factores: radiación, sustitución análogo-química y error de replicación. La radiación fue el primero en ser identificado. Por radiación, las bases normales son transformadas por bombardeo físico de sus estructuras con electrones. Los electrones, que se desplazan a velocidades increibles, colisionan con las moléculas de purina y pirimidina produciendo una alteración física, la cual, a su vez, modifica el efecto que ejerce el nucleótido en la replicación y en la síntesis de la proteína. Los análogos-químicos son clases de moléculas estructuralmente similares. Existen numerosas sustancias similares por su composición a las bases que normalmente forman parte del ADN. De cuando en cuando, en vez de purinas y pirimidinas normales, el proceso duplicativo del ADN dibuja análogos-químicos creándose con ello una situación inestable. A este tipo de sustituciones se atribuye por lo menos parte de la responsabilidad en el desarrollo de células cancerosas, cuando ocurren en la mitosis. De producirse la sustancia análoga durante la meiosis, podrá producirse también, desde luego, mutaciones hereditarias.

Los errores de replicación ocurren al producirse faltas en el apareamiento normal de bases en el ADN. La adenina y la timina constituyen un par normal, al igual que la guanina y la citosina; pero en algunos casos especiales se produce el error, y la timina, por ejemplo, se aparea con la guanina. De ello resulta, igualmente, una situación inestable. Cuando el ADN que incluye el error se replica a sí mismo, la cadena con timina se apareará con la adenina, mientras que los demás pares de guanina normalmente se aparearán con la citosi-

* Se tratarán únicamente los efectos de la mutación genética en tanto que fuente de variabilidad con exclusión de la variedad de cambios cromosómicos (por ejemplo, poliploidia, inversiones, transferencias, etc.) que producen novedades evolutivas. Son omitidos a efecto de simplificar la discusión. El lector interesado puede consultar Crow (1963) y Srb, Owen y Edgar (1965).

Escaneado con CamScanner

na. De esta forma se producen cadenas hijas estables de ADN, que de hecho no son idénticas, y por ello, de acuerdo con el código genético, un cambio de un sólo nucleótido basta para producir un cambio en el producto génico.

En este aspecto lo que más interesa de las mutaciones es comprender cómo logran producirse cambios en la estructura genética de una población. Al abordar el estudio de este efecto conviene formular hipótesis idénticas a las que se han formulado al discutir la selección natural: la población es muy grande, el apareamiento ocurre al azar, y el único mecanismo evolutivo interviniente es la mutación.

Uno de los aspectos del efecto de la mutación en la estructura genética de una población es simple y evidente. Si *A* muta a *a*, esto en sí y de por sí mismo es un cambio en la composición genética de una población. Desde luego que si esto sucede solamente una vez en una población muy extensa, el efecto será, de hecho, muy reducido. No obstante, este ligero cambio, repetido generación tras generación, por el tiempo que sea necesario, conducirá a la completa sustitución de *A* por *a*. En este proceso la mutación es irreversible, es decir:

$$A \longrightarrow a$$

Es evidente que el efecto aquí es simplemente un producto del ritmo al que *A* muta a *a* y del número de generaciones durante el cual este proceso se ha mantenido activo. Pero ¿qué ocurre cuando *A* muta a *a* y *a* muta a *A*? Es decir:

$$A \rightleftharpoons a$$

Es evidente que si las tasas de mutación son iguales, es decir si la proporción del cambio de *A* a *a* es igual a la proporción del cambio de *a* a *A*, los dos alelos tenderán hacia las mismas frecuencias independientemente de sus frecuencias iniciales. Por ejemplo, si de diez *A* uno cambia a *a* y de diez *a* uno cambia a *A*, las frecuencias de *A* y de *a* serán iguales, $p = 0{,}50 = q$. Sin embargo algunos alelos son más estables que otros y es mucho más corriente encontrar que *A* muta a *a* con un ritmo diferente del que *a* muta a *A*. A primera vista podría parecer que el alelo que muta más rápidamente llegará a desaparecer, pero con un poco de reflexión veremos que este no es el caso. Consideremos, por ejemplo, que de cada diez *A* uno muta a *a* y de cada cinco *a* uno muta à *A*. Cualesquiera que sean sus frecuencias iniciales, los alelos llegarán a alcanzar con el tiempo un equilibrio estable en el cual $p =$ frecuencia del gene de $A = 0{,}66$, y $q =$ frecuencia del gene de $a = 0{,}33$. En este caso, 6,6 de cada 66 alelos *A* mutan a *a* (1/10), y 6,6 de cada 33 alelos *a* mutan a *A* (1/5). Así se consigue una situación estable con la proporción de alelos *A* mutando a *a* coincidiendo exactamente con la proporción de alelos *a* mutando a *A*. El equilibrio radica únicamente en los ritmos a que mutan *A* y *a*. Cualesquiera que sean los valores iniciales de *p* y *q*, los valores de equilibrio de $p = 0{,}66$ y de $q = 0{,}33$ serán alcanzados si las tasas de mutación son como las que se han dado en ejemplo; a saber, 1/10 y 1/5.

Escaneado con CamScanner

En fuerte contraste con las tasas de 1/10 y 1/5 que se han empleado aquí para ilustrar el efecto de las mutaciones sobre la estructura genética de las poblaciones, las mutaciones en la naturaleza son acontecimientos muy raros. La mayoría de las tasas de mutación en el hombre, por ejemplo, caen entre 1/10.000 y 1/100.000. O dicho de otro modo, de cada 10.000 a 100.000 gametos uno contará con un alelo mutante para cualquier tipo de locus genético. Por consiguiente, consideradas en el contexto de un locus genético determinado, las mutaciones son muy raras. No obstante hay miles de loci genéticos en cada gameto humano; de hecho hay tantos, que la ocurrencia de mutaciones por cada gameto es sin duda un acontecimiento lo bastante común como para que la mayoría, sino todos ellos, presenten varios loci con alelos mutantes.

La distinción entre la tasa por locus genético y la tasa por gameto subraya las dos maneras más notables en qué las mutaciones pueden influir en la evolución. Una ya la hemos comentado, se trata de la producción de variedades alélicas totalmente nuevas de un gen. La mutación es, en definitiva, la fuente de variación genética, un papel en el que conviene hacer hincapié en cualquier discusión sobre la evolución. No obstante, desde un punto de vista más amplio, el efecto de la mutación puede presentarse de manera distinta. Para apreciarlo en su perspectiva deben aceptarse las siguientes premisas: 1) incluída en la estructura genética de todas las poblaciones naturales hay una dotación normal de mutaciones; 2) la adaptación de una población a sus requisitos ambientales constituye un delicado equilibrio capaz de exigir millones de años para lograrse, y 3) las mutaciones son cambios, con lo cual cabrá esperar que cualquier cambio en la estructura interrumpa la intrincada y delicada adaptación de la población, antes que mejorarla. Desde este punto de vista, la mutación puede ser considerada como una fuerza contínua de oposición al logro de una adaptación "perfecta" en cualquier población natural. Este aspecto de la mutación ha sido aceptado durante más de treinta años, y fue identificado por primera vez por Sewall Wright quien lo denominó *presión de la mutación.*

MUTACION Y SELECCION. Para ilustrar sus respectivas propiedades, es conveniente aislar la mutación y la selección natural tratando de ellas por separado. Sin embargo, en cualquier población natural los dos factores están generalmente funcionando simultáneamente, aunque actuando en direcciones diferentes. Las mutaciones colman y diversifican continuamente el panorama de la variabilidad. La mayoría son perjudiciales o no ofrecen ninguna utilidad adaptativa, por lo cual son eliminadas o mantenidas a frecuencias muy bajas a medida que las tasas de mutación y las intensidades de selección se van acercando al equilibrio. Así pues, en cualquier población natural, la selección conduce a la *adaptación*; la mutación se encarga de la *adaptabilidad.* Esta impresión que se tiene al considerarlas por separado es esencialmente correcta. Pero cuando la mutación y la selección son examinadas simultáneamente, es posible obtener una perspectiva más profunda de ambos mecanismos del proceso evolutivo. Un locus heredado cualquiera puede ser identificado como *monomórfico, idiomórfico,* o *polimórfico* (Morton, 1967).

Escaneado con CamScanner

Un locus monomórfico muestra una distribución que incluye un alelo y solamente uno. El locus puede ser estructuralmente muy estable y resistir a la mutación, o la selección en contra de todos los genotipos, menos uno, puede ser completa. Por lo tanto la totalidad de la población es, en lo que a este rasgo respecta, homocigótica y la estructura genética es homogénea. Dada la ausencia de heterogeneidad, el carácter monomórfico está desprovisto de interés para el genetista, visto que si no existe variación ninguna, la determinación de la herencia de un carácter es imposible.

Los idiomorfos son alelos raros cuya frecuencia no alcanza el 1 por ciento. Su distribución es distintiva puesto que pueden ser mantenidos en su baja frecuencia por la sóla mutación, por intensa que sea la presión de selección contra ellos. Los idiomorfos son responsables de miles de enfermedades genéticas.

Los polimorfos son alelos corrientes, y los rasgos bajo su control en el fenotipo son llamados polimorfismos. El sistema AB es un ejemplo corriente de polimorfismo en el hombre. (Los polimorfismos en el hombre son estudiados con mayor detalle en el capítulo 10). Las frecuencias alélicas para el sistema ABO de los americanos de ascendencia europea son aproximadamente las siguientes:

$$A = 0{,}25; \quad B = 0{,}09 \quad 0 = 0{,}66$$

Los polimorfismos interesan particularmente al antropólogo físico por dos razones: 1) hasta cierto punto los polimorfismos son imprevisibles, y 2) sus frecuencias varían de un lugar a otro. Son imprevisibles simplemente porque mutación y selección, consideradas separadamente, hacen prever que lo que realmente existe en las poblaciones naturales son monomorfos, idiomorfos, y quizás polimorfos en vía de transformación en idiomorfos y monomorfos. Pero sabido es que los polimorfismos estables son un fenómeno harto corriente (Capítulo 10) con lo cual el genetista tiene planteada la interesante incógnita de cómo pueden mantenerse los polimorfismos. Si se reflexiona se recordará que tres factores ya considerados pueden mantener un polimorfismo: 1) la selección a favor del heterocigoto; 2) el apareamiento selectivo, y 3) las mutaciones reversibles. Constatamos, por tanto, que la investigación científica de lo imprevisible a menudo conduce a nuevos y apasionantes descubrimientos.

Selección y mutación proporcionan conjuntamente una imágen casi completa de los mecanismos del cambio evolutivo. No obstante, se ha identificado otros factores que pueden cambiar la estructura genética de una población y que por tanto también merecen ser considerados como mecanismos de la evolución.

DERIVA GENETICA. A continuación trataremos de la mutación y selección sin preocuparnos de los efectos inherentes al tamaño de la población, y se dará por supuesto que las poblaciones estudiadas son grandes. Sin embargo, por regla general, puede decirse que cuanto mayor sea la población más resistente

Escaneado con CamScanner

será su estructura genética a los cambios por causas accidentales o de azar. Recíprocamente, cuanto más pequeña sea la población, más susceptible será el cambio debido al azar. Por consiguiente, en una población pequeña el azar puede actuar como un mecanismo evolutivo y a esta eventualidad se le designa con los nombres de 1) efecto de Sewall Wright, 2) efecto de población pequeña, y 3) deriva genética, que es el término que usaremos exclusivamente en este libro.

A título de ilustración volvamos de nuevo a los alelos *A* y *a*, a sus genotipos y a los tipos de apareamiento formados por ellos. Ya vimos cómo estos tipos de apareamiento se consideraban como igualmente productivos y que además producían una descendencia de genotipos en las exactas proporciones especificadas por las leyes de Mendel; así pues, un apareamiento *Aa* x *Aa* producía una cuarta parte de hijos *AA*, una mitad *Aa* y una cuarta parte *aa*. En poblaciones muy extensas esto no es sorprendente ya que la segregación genética y los accidentes de fertilidad en una dirección son posiblemente compensados por otros de igual magnitud en la dirección opuesta. Por ejemplo, por el azar solamente, se podría esperar que unos cuatro apareamientos *Aa* x *Aa* entre mil produjeran cuatro descendencias genotípicas *aa*; pero entre los mismos mil tipos de apareamiento se puede prever también que otros cuatro apareamientos produzcan, por azar sólo, cuatro genotipos *AA* en su descendencia. Por otro lado, dentro de un tipo de apareamiento, si la fertilidad no se ve afectada por otros factores, la cantidad media de descendientes será la resultante de muchos matrimonio individuales por encima y por debajo de la media. El punto esencial es que, en pequeñas poblaciones, esta estabilidad es inhibida por el tamaño mismo, y las estructuras genéticas de tales poblaciones son por ello más fluctuantes.

Consideremos como ejemplo específico la tabla 3-13. En una población muy extensa cada uno de los tipos apareados puede presentarse miles de veces,

Tabla 3-13 Cambio en la estructura genética producido por deriva genética

TIPO DE APAREAMIENTO			DESCENDENCIA		
♂		♀	*AA*	*Aa*	*aa*
AA	×	*AA*	4		
AA	×	*Aa*	3	1	
AA	×	*aa*		4	
Aa	×	*AA*	2	2	
Aa	×	*Aa*	1	2	1
Aa	×	*aa*		2	2
aa	×	*AA*		4	
aa	×	*Aa*		2	2
aa	×	*aa*			4
Total			**10**	**17**	**9**

Escaneado con CamScanner

pero también se puede considerar una población muy pequeña en la cual cada tipo ocurre solamente una vez. Esto implica que *A* y *a* son al principio iguales, es decir

$$p = 0{,}50 = q$$

Supondremos además que cada tipo de apareamiento es igualmente productivo (cuatro hijos) y que ningún otro mecanismo evolutivo afecta a la distribución del gen en la estructura genética de la población. Consideremos ahora el tipo de apareamiento *AA* x *Aa*. Normalmente este tipo produce una mitad de descendencia homocigótica y la otra mitad heterocigótica; sin embargo, de vez en cuando podrá producir, por azar, proporciones diferentes. La proporción de 3 a 1 dada en la tabla puede esperarse que ocurra por azar sólo en una familia de cuatro hijos en el 25 por ciento de los apareamientos, por lo que el apareamiento no es excepcionalmente raro, aunque en una población pequeña su efecto queda reflejado en las frecuencias de genes resultantes:

$$p = \frac{10 + 17/2}{36} = 0{,}51 \qquad q = \frac{9 + 17/2}{36} = 0{,}49$$

El azar sólo es el factor responsable de los cambios en la estructura genética; la población ha "derivado" de su composición genética, y la deriva no está sistemáticamente correlacionada con los requerimientos adaptativos del organismo. El cambio es casual y totalmente dependiente del azar.

La deriva genética es una panacea potencial para la solución de numerosos problemas en antropología física, como, por ejemplo, cuando se descubre que dos o más poblaciones lejanamente emparentadas son semejantes en frecuencias génicas: la *semejanza* puede ser explicada por deriva genética, o en otras palabras, como debida a la casualidad. Los indios americanos y los polinesios proporcionan un caso a propósito. Por razones distintas a las genéticas, se cree que estos dos grupos provienen, por caminos históricos muy diferentes, de unos antiguos antepasados asiáticos comunes. Su linaje implica que los polinesios estén más estrechamente emparentados con, digamos, los micronesios, que con los indios americanos. No obstante, en cuanto a las frecuencias de los grupos sanguíneos ABO, los polinesios se parecen más a los indios americanos que a los micronesios. Estas frecuencias similares del gen son generalmente rechazadas como indicadores de estrecho parentesco y son consideradas como debidas a la casualidad, es decir, a la deriva genética.

A la inversa, la deriva genética puede ser utilizada para explicar *diferencias* entre poblaciones que en otros aspectos se cree están estrechamente emparentadas; por ejemplo, las diferencias entre los polinesios y los micronesios o las diferentes estructuras genéticas entre dos comunidades de un mismo valle de Nueva Guinea separadas por escasos kilómetros.

Escaneado con CamScanner

Estas interpretaciones pueden ser correctas ya que el efecto de la deriva genética se produce al azar, aunque aceptar la deriva como explicación de las discordancias en casos en que no pueda ser demostrada indiscutiblemente, conduce a una complaciente aceptación de las explicaciones "tradicionales". Por consiguiente, la demostración de las diferencias o similitudes genéticas se considera sin importancia y sin interés, a menos que venga en apoyo de una explicación más racional. No obstante es muy posible que estas diferencias y semejanzas discordantes entre poblaciones puedan ser fuente de unos descubrimientos interesantes ya sea sobre las poblaciones o bien sobre los procesos de la evolución, o ambas cosas a la vez. Por este motivo, la deriva genética debería ser considerada como la explicación menos aceptable en casos dudosos.

El hecho que la deriva genética sea efectiva solamente en pequeñas poblaciones implica que haya desempeñado un papel más importante en los primeros pasos de la evolución del hombre que el que tiene hoy día. Es en efecto indudable que los antecesores del hombre vivieron alguna vez en las condiciones exactas que permiten a los factores casuales operar eficientemente en la producción del cambio, es decir, en pequeños grupos aislados. De hecho, estas son las condiciones que prevalecieron a lo largo de la mayor parte del tiempo transcurrido desde que el hombre existe. En más del 95 por ciento de su pasado el hombre ha vivido en un ambiente conocido e inmutable en pequeñas comunidades consanguíneas, mantenidas unidas por fuertes lazos sociales de parentesco. Desde un punto de vista evolutivo esta situación es la que más se presta a la producción de cambios accidentales en la estructura genética entre dos generaciones, y teniendo en cuenta que estas modificaciones se producen al azar, favorece igualmente la distribución al azar de las diferencias entre dichos grupos.

Con la introducción de la agricultura en sus actividades culturales, especialmente de la agricultura con irrigación, la población y su densidad crecieron creándose comunidades sedentarias, primer paso en la tendencia que hoy día culmina en la expansión de enormes centros urbanos. Este, sin embargo, es un fenómeno reciente, y a medida que las condiciones van empeorando, vamos viendo con más claridad cómo la biología del hombre se adapta mal a las tensiones producidas por el hacinamiento humano.

ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES, FLUJO GENICO Y MIGRACION. Las poblaciones, y más especialmente las poblaciones humanas, presentan propiedades especiales. Se expansionan y contraen, colisionan unas con otras, se subdividen en su propio seno, se diversifican, proliferan y colonizan el entorno. Su observación hace evocar dos analogías, que por müy diferentes que sean entre sí, no dejan de ser ilustrativas de cómo la estructura de las poblaciones cambia de forma inusual. Las poblaciones pueden compararse a las amebas por una parte y a las galaxias por otra. Como las primeras, las poblaciones crecen o disminuyen en tamaño y en número a partir de fracciones que se separan de su propio cuerpo para formar las bases de nuevas colonias. Como las galaxias, las pobla-

Escaneado con CamScanner

ciones pueden colisionar e interferir entre sí de forma que se produzcan nuevas combinaciones de las estructuras iniciales. En otras palabras, la dinámica de las poblaciones es una dinámica "sui generis". Las poblaciones se presentan como sistemas estructurados e integrados a partir de sus partes constitutivas y de las interrelaciones que rigen entre ellas.

La estructura genética de una población puede cambiar como consecuencia de los cambios de la composición demográfica de la propia población. Por ejemplo, la estructura de la población puede cambiar como resultado de la migración. Hay un aspecto bajo el cual el efecto de la migración como mecanismo evolutivo es evidente. Si una población caracterizada por una estructura genética particular acoge a un grupo de emigrantes que presente una distribución de frecuencias génicas y genotípicas diferentes, entonces está claro que si aquella y éstos se entrecruzan, la generación resultante presentará una estructura genética diferente de las de las dos poblaciones progenitoras. Se trata de un esquema simple que raramente se aproxima a las situaciones reales dadas en las poblaciones humanas. Sin embargo, ha sido desarrollado y perfeccionado hasta tal punto que, dadas las estructuras genéticas de ambas poblaciones, la original y la inmigrada, así como la tasa de entrecruzamiento, es posible calcular los efectos genéticos de la migración en la generación híbrida (Glass y Li, 1954).

Una situación corriente en las poblaciones naturales es la presencia en ellas de subpoblaciones. El análisis de esta situación precisa de una visión diferente de la estructura de la población ya que hasta aquí, una población ha sido considerada como una unidad homogénea e indiferenciada consistiendo en indivíduos que se entrecruzan al azar. Esta última condición, sin embargo, implica que la estructura interna de una población puede ser heterogénea y sumamente diversificada. Es decir, que una población puede consistir en muchas subunidades que tienden a cruzarse sobretodo en su mismo seno pero que aún así, están vinculadas entre ellas por cruces externos regulares cuya tasa puede variar de una subunidad a otra. En estas circunstancias, no se precisa que se lleve a cabo una migración real para que ocurra la misma clase de fenómeno descrito más arriba, y por este motivo, el fenómeno es ahora generalmente considerado como un flujo génico en lugar de migración. El flujo génico es la fuente de los cambios en la estructura genética de las poblaciones diferenciadas en subunidades integradas.

Algunos de los adelantos más interesantes en genética de poblaciones hoy día se centran en el problema de la estructura de población, verdadero campo de batalla intelectual para los genetistas humanos y los antropólogos físicos. Un ejemplo demostrará las diferencias fundamentales de sus criterios: ¿Vale más considerar las comunidades coexistentes como otras tantas poblaciones distintas (o islotes), diferenciadas por deriva genética, o sería más apropiado considerarlas como una población única consistiendo en subunidades que pueden variar en estructura genética, contribuyendo con ello a la variación total

Escaneado con CamScanner

en la población, la cual está ligada por cruces externos ininterrumpidos? En este caso la solución depende evidentemente de las circunstancias empíricas. Los antropólogos están acostumbrados al modelo aislado, tan acostumbrados, de hecho, como para haber predeterminado la clase de información que han buscado y la elección de los grupos que han estudiado (Morton, 1968).

El punto principal que debe subrayarse aquí es que el flujo génico puede alterar, y altera, las estructuras genéticas de las poblaciones naturales, pero es difícil medir la magnitud de sus efectos sin un modelo adecuado de estructura de población.

A su vez, la comprensión del flujo génico en cualquier población requiere un conocimiento de la estructura de la población, de sus movimientos migratorios, de las costumbres de apareamiento y el impacto de otros mecanismos evolutivos sobre la población y sus subunidades. Este es un interesante y complejo campo de estudio de las poblaciones naturales. En el capítulo 11 volveremos a discutir el significado de la estructura de las poblaciones en el futuro de la antropología física.

Genética de poblaciones y antropología física

En resumen, estos son los factores conocidos que pueden intervenir en la alteración de las estructuras genéticas de las poblaciones naturales. Es posible que sean identificados muchos otros más en el futuro, pero hasta la fecha éstos son los únicos medios reconocidos como capaces de aclarar las frecuencias génicas o del genotipo.

Se recordará que los grandes campos de acción de la antropología física son: 1) la investigación e interpretación de la evolución humana, y 2) el examen de las causas y significado de la amplitud de la variación heterográfica del hombre ¿Cómo puede ser utilizada la genética de poblaciones en la solución de estos problemas? Consideremos en primer lugar el campo de la evolución humana. En verdad, la genética de poblaciones ha contribuido muy poco a la aclaración de las interpretaciones contradictorias de los antecedentes fósiles de la evolución primate y humana. En cambio sí ha proporcionado un poderoso bagage teórico y técnico para detectar cambios en la estructura genética en poblaciones del presente. Supóngase, por ejemplo, que deseamos saber si una población está experimentando un cambio evolutivo con respecto al locus *Aa*. Partiendo de un modelo de estructura de población adecuado, un investigador capaz de obtener una amplia muestra imparcial de familias nucleares (padres y toda su progenie natural) hasta o más allá del límite de su período reproductivo, podrá determinar si de hecho la distribución de genotipos en la descendencia es la prevista de acuerdo con las leyes de Mendel, o si existen desviaciones sistemáticas en la distribución de genotipos supuesta a partir de ciertos tipos apareados. La existencia de tales desviaciones es prueba directa de evolución. La causa de la desviación está aún por deter-

Escaneado con CamScanner

minar pero queda manifiesta la actividad de uno o más mecanismos evolutivos. Debe subrayarse también que la falta de desviaciones disgregadoras no significa necesariamente la ausencia de mecanismos evolutivos. La estructura genética de la población puede estar sufriendo cambio en el locus a un ritmo demasiado lento para ser detectado en un análisis disgregador de dos generaciones.

Una simple adaptación de este método puede también utilizarse para ilustrar una aplicación posible de la genética de poblaciones a un problema de heterografía humana, a saber, los efectos de cruzamiento entre razas. Al cruzamiento entre razas se le denomina frecuentemente mestizaje, y la evaluación de sus efectos en la generación resultante ha sido un problema de permanente interés en biología humana. Hay dos opiniones contradictorias al respecto. La de quienes pretenden que el mestizaje puede conducir a efectos perniciosos en la progenie, y la de aquellos que mantienen que la mezcla racial puede producir una generación más vigorosa, más sana y más fértil. Ambas opiniones carecen de pruebas específicas convincentes. El estudio clásico de Davenport y Steggerda (1929) estableció que el mestizage es pernicioso, pero la investigación fue deficientemente planeada, vaga e ilógica. Los estudios en apoyo a la heterosis (vigor híbrido) en el hombre (Shapiro, 1929, 1936; Hulse, 1957, etc.), están viciados por la incapacidad de distinguir entre heterosis y migración selectiva. Puede demostrarse que en muchos aspectos la progenie es más "vigorosa" en los cruzamientos de razas, pero no está claro si ello se debe a algún efecto heterótico o al hecho de que los padres constituyen un grupo más resistente que los miembros medios de sus poblaciones de origen respectivas. Igualmente, algunas heterosis aparentes podrían ser condiciones muy diferentes de las de los grupos paternos respectivos. Morton, Chung y Mi (1967) aplicaron los principios de genética de poblaciones a este problema clásico de la antropología física y llegaron a la conclusión de que los numerosos cruces de grupos distintivos de Hawai no aparentan cambios en ninguna dirección.

Otra forma muy corriente de intervención de la genética de poblaciones en el campo de la antropología física estriba en la ayuda potencial que la genética de poblaciones puede contribuir al conocimiento de las migraciones del pasado y a la determinación del grado de relación biológica entre poblaciones contemporáneas gracias a su capacidad de identificar a los grupos humanos en función de las frecuencias génicas. Como ya se ha indicado, las frecuencias de *A* y de *a* pueden ser determinadas directa y simplemente cuando los tres genotipos son todos reconocibles:

$$\text{Frecuencia de } A = p = \frac{\text{Número de individuos } AA + 1/2 \text{ número de individuos } Aa}{\text{Total de individuos } AA,\ Aa,\ aa}$$

$$\text{Frecuencia de } a = q = \frac{\text{Número de individuos } aa + 1/2 \text{ número de individuos } Aa}{\text{Total de individuos } AA,\ Aa,\ aa}$$

Escaneado con CamScanner

El cálculo es ligeramente más complicado cuando el locus en cuestión comporta más de dos alelos, y también cuando no es posible distinguir todos los genotipos. Muchos antropólogos físicos y genetistas humanos han creído que estas estimaciones de frecuencia génica pueden ser utilizadas para descubrir migraciones que tuvieron lugar en el pasado y para detectar el grado de parentesco biológico entre dos o más poblaciones. Ambas utilizaciones reposan sobre la suposición de que cuanto más semejantes son las frecuencias, más estrecho es el parentesco. Algunos aspectos de este problema serán considerados nuevamente en el capítulo 9, pero gracias a la anterior discusión debería estar ahora claro que las estimaciones de frecuencias génicas en poblaciones naturales se ven afectadas por los procedimientos de muestreo, por la intensidad de las uniones consanguíneas, la estructura de la población, y por supuesto, por cualquiera o varios de los mecanismos evolutivos. Contrariamente a la opinión de que la similitud de frecuencia génica implica estrecho parentesco, la influencia potencial de estos factores hace imposible saber con cierta precisión que es lo que implica exactamente una frecuencia génica determinada. Pero dejando de lado esta limitación, la genética de poblaciones, más que cualquier otra subdivisión de la genética, sirve para llamar la atención de los antropólogos físicos sobre los procesos y la dinámica del cambio evolutivo en las poblaciones humanas.

PUNTOS MAS RELEVANTES DEL CAPITULO 3

1. La genética nos brinda la forma de descubrir la variabilidad humana y de explicarla en términos evolutivos.
2. Las leyes de Mendel se aplican a todas las formas vivientes.
3. La variabilidad entre dos generaciones puede preservarse mediante procesos genéticos.
4. Los genes son segmentos de ADN.
5. El ADN es una cadena helicoidal polinucleótida.
6. Los genes elaboran enzimas.
7. Los enzimas están formados por cadenas de aminoácidos (proteínas).
8. Bajo ciertas condiciones, la estructura genética de una población se mantiene estable de una generación a la siguiente.
9. Las poblaciones evolucionan al cambiar sus estructuras genéticas.
10. La selección natural puede intervenir en la conservación o la eliminación de los diversos componentes de la estructura genética de las poblaciones.
11. Las mutaciones producen genes nuevos, y de ahí que puedan alterar las frecuencias génicas.
12. Se llama deriva genética a los cambios generacionales producidos en la estructura genética por factores accidentales o del azar.
13. Los cambios de estructura demográfica en una población pueden producir cambios en su estructura genética.

Escaneado con CamScanner